АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ XXII ВЫП. 4
VOLUME XXII FASC. 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1943

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. **Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях,** в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи, присылаемые без предварительного согласования с редакцией, не должны превышать 1 печ. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки, иностранные резюме и список цитированной литературы).

3. Название статьи должно точно и коротко передавать содержание.

4. **Детально история вопроса, как правило, излагаться не должна.** Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

5. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.—5. Выводы в виде отдельных, сжато изложенных параграфов.— 6. Список цитированной литературы.— 7. Резюме для перевода на иностранный язык.

6. Рукописи должны быть переписаны без помарок и исправлений на машинке на одной стороне листа (первый оттиск, а не после копировальной бумаги) на бумаге, допускающей поправку чернилами, с двойным интервалом между строками и полями с левой стороны не менее 3 см, а с правой — ½ см. Страницы рукописи должны быть перенумерованы. В заголовке статьи должно быть указано, откуда она исходит. К статье должен быть приложен точный адрес и имя и отчество автора.

7. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

8. Сокращения слов допускаются лишь такие, которые приняты в Большой и Малой советской энциклопедии. Например, сокращения мер таковы: кг; г; мг; л; км; м; м³; см; см³; мм.

9. После переписки на машинке рукопись должна быть тщательно выверена автором и исправлена чернилами (не красными).

10. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Таблицы печатаются на машинке на отдельных листах бумаги и размещаются после первого упоминания таблицы в тексте. Каждая таблица имеет свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. **Сырой статистический материал не печатается.**

11. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должно быть обозначено: название журнала, автор, название статьи и номер рисунка. Надписи на рисунках должны быть сделаны крупно и четко в расчете на уменьшение при изготовлении клише.

12. Иллюстрации (диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов). Желательно, чтобы рисунки были на ⅓ больше, чем они должны быть в печати.

13. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

14. Первое упоминание в тексте и таблицах названий вида животного приводится по-русски и по-латински. Например, водяной ослик (Asellus aquaticus L). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, если же русского названия нет, то первая буква рода и видовое название по-латински. Например, A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

15. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов, 1914 или Браун (Brown), 1914. При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется по-русски.

16. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке русского алфавита (пример: автор, инициалы автора, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, страница; издательство или место издания, год).

17. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать ⅓ текста всей статьи и по возможности снабжаться переводами специальных терминов и указанием, на какой иностранный язык автору желательно сделать перевод.

18. Без выполнения указанных условий рукописи к печати не принимаются.

19. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

20. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.

21. Статьи и всю переписку следует посылать по адресу: **Москва, ул. Герцена, д. № 6, Институт Зоологии МГУ, редакции Зоологического журнала.**

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН акад. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF

ТОМ XXII

ВЫПУСК 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА ★ 1943

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова редакция Зоологического журнала, тел. К-1-57-21

Printed in Soviet Union

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXII 1943 ВЫП. 4

ГИДРОБИОЛОГИЯ МАТЕРИКОВЫХ ВОД СОВЕТСКОГО СОЮЗА ЗА 25 ЛЕТ (1917—1942)

Проф. Д. А. ЛАСТОЧКИН

Юбилейные обзоры, написанные к 20-летию Великой Октябрьской социалистической революции, еще столь свежие в нашей памяти (Зенкевич, Муравейский, Жадин, Ласточкин, Россолимо, Рылов и др.), ярко обрисовали картину стремительного и разностороннего развития советской гидробиологии. Предвоенный период последнего пятилетия, продолжая те же тенденции мощного расцвета гидробиологической науки, вместе с тем явился периодом оформления и развития тех тенденций подлинно советской науки, содержание и значение которых с такой яркостью и предельной ясностью указал товарищ Сталин в своих речах на приеме работников высшей школы и на Первом всесоюзном съезде стахановцев. Эти указания позволяют нам теперь по-новому оглянуться на пройденный путь, оценить в их свете наши достижения и в полной мере осмыслить те огромные задачи, которые стоят перед советской гидробиологией. Этим достижениям и задачам автор и хочет уделить главное место в настоящем очерке.

Не случайно, что именно у нас, и только у нас, за последнее время был поднят и усиленно дискутировался вопрос о содержании и задачах гидробиологической и гидрологической науки. В этой дискуссии можно видеть отклик на пристальный интерес марксистской философии к классификации наук и вместе с тем усмотреть настойчивое стремление определить рамки и основные задачи науки в свете стоящих перед нею задач и возможностей хозяйственного использования.

Л. Л. Россолимо (1934), поднимая вопрос о необходимости пересмотреть содержание лимнологии, писал: «Такой пересмотр должен сделать науку тем мощным фактором в овладении производительными силами природы, каким она должна быть по существу. Ряд отраслей знания, пересмотренных под таким углом зрения, позволил им занять вполне определенное и ответственное положение в системе хозяйственной реконструкции страны и, не снижая своего уровня до упрощенного прикладничества, развернуть широкую, углубленную теоретическую работу, строго ориентированную и устремленную к овладению объектом или явлением природы».

По справедливым представлениям С. А. Зернова (1934) и С. Д. Муравейского (1936), гидробиология есть наука экологическая; «раздел экологии, изучающий причинную связь и взаимоотношения между водными организмами и окружающей средой — как живой, так и мертвой». «По своему существу, содержанию и методу» она не может дать представления о водоеме как целом, его связях, его истории, трактовать о его судьбе (Муравейский).

Столь же прав Муравейский, когда он, следуя точке зрения ряда советских гидробиологов, утверждает, что изучение водоема

как целого есть задача гидрологии. Изучение этого целого в советской науке не может быть оторвано от всех связей и опосредствований, которые существуют между водоемом и его берегами, водоемом и его бассейном, между материковыми и морскими водоемами и т. д. Вот почему вполне приемлема формулировка Муравейского, определяющая гидрологию как науку о процессах мирового стока и биогидрологию как раздел гидрологии, изучающий процессы стока с биологических позиций. Может быть, в отношении отдельных процессов, протекающих в водоеме, и не так легко уловить роль организма, тем не менее можно почти с полной уверенностью утверждать, что даже в физических процессах, развертывающихся в водоеме, постоянно сказывается присутствие в нем организмов.

Эта дискуссия коснулась определения наших установок по важнейшим проблемам биогидрологии и послужила стимулом для постановки целого ряда конкретных исследований и для планирования работы по важнейшим проблемам. Это планирование, к сожалению, не получило должного размаха и, в частности, не стало предметом обсуждения ни в плановых учреждениях, ни в руководящем научном центре страны — Академии Наук СССР. Истекшее пятилетие накопило ценные результаты для возможности планирования во всесоюзном масштабе, и необходимость подобного планирования стала еще острее; все содержание настоящей статьи, как представляется автору, является убедительным доказательством этого.

Среди основных проблем биогидрологии стержневое место в дискуссии заняла проблема биологической продуктивности материковых вод, в основном решаемая на водоемах «замедленного» стока: озерах и прудах. Некоторые основные понятия этой теории были сформулированы иностранными учеными после первых успехов развития прудового хозяйства и попыток найти зависимость между размером рыбного стада озера и его кормовыми ресурсами (Альм, Демолль, Тинеманн, Стрём). В дискуссии они подверглись обсуждению, причем Муравейским, Карзинкиным, Россолимо и отчасти Винбергом и Зенкевичем была переработана и насыщена более глубоким теоретическим и практическим пониманием вся система понятий (понятие продукта, показателя продукции — P/B, коэффициент Зенкевича, расчленение основных понятий продуктивности). В этой дискуссии советские ученые — Муравейский и Карзинкин — подчеркивали значимость аналогий с системой понятий, разработанных земледелием для определения урожайных свойств другого природного тела — почвы, а также и возможности далеко идущего использования в биогидрологии (не забывая при этом о специфике природной воды) установленных земледелием закономерностей и в частности «закона» совокупного действия факторов Митчерлиха, который огромное большинство иностранных ученых (как, например, Тинеманн) признавали больше на словах, чем на деле. Митчерлих и его последователи пытаются найти математическую зависимость урожая от совокупности факторов среды. Муравейский правильно отметил, что в озере дело осложняется тем, что там, как и на лугах, мы имеем в качестве конечной продукции мясо животного; поэтому зависимости должны оказаться значительно сложнее. Возможность нахождения математического выражения этих зависимостей первичной продукции от факторов среды промежуточной и даже конечной продукций все же не является исключенной, хотя и маловероятной.[1]

Биологическая специфика, определяющая эти зависимости и

---

[1] Митчерлих не учитывал, что факторы среды взаимодействуют друг с другом и подвергаются воздействию со стороны растения; это взаимодействие и биологические взаимоотношения делают почти невероятным нахождение математического выражения (ср. Ивлев, ниже, стр. 23).

чрезвычайно их осложняющая (особенно в звене между промежуточной и конечной продукцией), будет показана в дальнейшем изложении.

Правильная оценка этой специфики была одним из опорных пунктов в дискуссии вокруг предложенного Россолимо понятия о балансе органических веществ, которое должно было включить в себя «развернутое представление о всех фазах и этапах динамики того или иного элемента и о всех процессах и явлениях, связанных с этим».

На самом деле, как ни оговаривать необычный смысл понятия «баланс», утверждая в нем наличие качественного или биологического моментов,— итоговый и количественный смысл этого понятия совершенно несомненен. Так, первый же сторонник термина «баланс» — Винберг заговорил о выводах своих работ по первичной продукции, об отрицательных и положительных балансах органического вещества в озерах, вместе с тем недооценивая (см. ниже) и не вскрывая качественных моментов в первичной продукции.

Правильно писал Муравейский, что баланс «не будет предопределять биологическую продуктивность водоема, т. е. его способность (свойство) воспроизводить органическое вещество в виде живых организмов» (1936).

Учитывая все несовершенство определения первичной продукции фитопланктона посредством периодических определений биомассы,— на этом методе остановилась заграничная наука,— советские биогидрологи искали новых путей для разрешения этого важнейшего и отправного пункта теории биологической продуктивности. Возникли попытки выразить эту продукцию в последовательных нарастаниях растительного органического вещества в результате ассимиляции в течение сезона, года. Образование органического вещества определялось по изменениям содержания в озерной воде кислорода, выделяемого в воду в процессе фотосинтеза и потребляемого из воды при дыхании водорослей, бактерий и зоопланктона. Г. Г. Винберг (1934—1939) в интересно задуманных опытах пытался установить такой «баланс» кислорода, сопоставляя исходное содержание O_2 в закупоренных светлых и затемненных банках, заполненных водой и планктоном из данного слоя, с содержанием после суточной экспозиции их на соответствующих уровнях в столбе воды. Количество выделенного O_2 пересчитывалось на глюкозу (1,067 O_2 отвечают 1 г синтезированной глюкозы.) Подкупающе простая методика оказалась ошибочной уже в силу того, что в банках за сутки могли наступать углекислое и солевое голодание и задержка фотосинтеза от чрезмерного развития бактерий, а также от накопления продуктов распада в столь небольших объемах воды, смягчаемые в свободной воде озера ветровыми и ночными циркуляциями в трофогенном слое. В банках искажалось природное содержание O_2 в силу невозможности его отдачи в атмосферу, отсутствия усиленного потребления O_2 ночью фотомигрирующими в трофогенный слой рачками и, наконец, по мнению Ивлева (1939), ввиду разного размера и количества уловленного и отмирающего в банках планктона[1]. Кроме того, этим методом не учитывалась продукция макрофитов и перифитона, так что сам Винберг в последней работе (1939) предложил заменить свой метод периодическими круглосуточными послойными определениями O_2 в свободной воде во всем столбе воды. Правильнее всего было бы комбинировать оба метода с расчетами так называемой гидробиологической производительности (см. ниже), заменив круглосуточную экспозицию банок последовательными краткосрочными

[1] В этом отношении особенно порочна методика Бервальда (1939), игнорирующего быстрое и сильное движение рачков.

экспозициями как в пелагической, так и в литоральной областях озера. Как ни трудоемка такая работа, она позволила бы выразить подлинные размеры этой продукции в весовых единицах глюкозы на 1 $м^2$ площади.

К методическим исканиям Винберга примыкает по своему подходу попытка С. Н. Скадовского (1933) выразить биомассу зоопланктона по поглощению O_2, также оказавшаяся недостаточно точной в силу преувеличенных расчетов потребления O_2 рачками и коловратками (Щербаков, 1935; Винберг, 1937). Работы Винберга по первичной продукции как раз продемонстрировали примеры биологических влияний на масштабы и темпы первичной продукции. Как показано работами Pütter, Никитинского (1930) и Roberg (1930), водоросли выделяют значительное количество органических веществ в окружающую воду, особенно заметных во время цветений. Пюттер предполагал, что это ассимиляты типа углеводов. Дальнейшие исследования, и в особенности советские (Алеев, 1933, 1934; Алеев и Мудрецова, 1937), показали, что эти органические вещества представляют азотистые соединения, являющиеся, повидимому, продуктами постмортальных или патологических процессов типа автолиза in situ или начавшегося погружения трупов фитопланктеров на дно. Невозможно себе представить, чтобы эти соединения, так же как и бурное нарастание массы бактерий, живущих за счет этих веществ, были безразличны для дальнейшего развития цветения. Поэтому отсутствие прямой пропорциональности между биомассой водорослей и интенсивностью фотосинтеза, наблюденное Винбергом (1935) (в 1932 г. при 8 500 $см^3$ водорослей — максимальная интенсивность фотосинтеза 6,0; в 1933 г. при 1300 $см^3$ — 4,6), повидимому надо отнести за счет тормозящих цветение взаимодействий фитоплактона с этими растворенными веществами, или с бактериями, или даже с зоопланктоном. Загадочное возрастание интенсивности дыхания во время грозовых явлений вероятно также имеет своей причиной какие-то физиологические особенности жизнедеятельности планктона.

Замечательные связи между биогенными элементами и первичной продукцией установлены А. В. Францевым (1932) и К. А. Гусевой (1935, 1937, 1938, 1939). Ими определены оптимальные нормы N, P и Fe почти для всех господствующих форм цветения и размах трофического спектра для этих форм, а равно и некоторые причины затухания развития[1]. Ими также разработан метод оценки «гидробиологической производительности» и прогнозов — за несколько дней — предстоящих цветений. Помещение испытуемого планктона в колбах в изобретенный Францевым термолюминостат с непрерывным освещением, ускоряя процессы роста и размножения, позволяло предсказать судьбы тех или иных продуцентов в водохранилище. Несовпадение с предсказаниями зависело от такого фактора, который появлялся в водоеме позже взятия проб в термолюминостат. Так, например, появление Mn в трофогенном слое водохранилища в начале циркуляции тормозило цветение Aphanizomenon, протекавшее благополучно в колбах. Прибавляя в колбы те или иные соли, можно понять, какие недостатки или избытки солей задерживают возникновение в водохранилище цветений, представляющих большую опасность вследствие ухудшения питьевых качеств воды из-за накопления вышеописанных органических веществ. Вполне допустима роль микроэлементов в развитии цветения.

Желательно разработку представления о гидробиологической

---

[1] Например, замена цветения Anabaena Lemmermanni цветением Aphanizomenon объяснялась тем, что снижение в силу истощения оптимальных для Anabaena концентраций нитратов (0,6—0,8 мг и Fe — 2 мг) как раз оказалось оптимальным для Aphanizomenon (0,4—0,6 мг NO_3 и 1,0 Fe).

производительности завершить расчетами этой производительности; можно было бы ожидать, что такой расчет окажется обоснованнее расчетов Mortimer (1938) для озера Вандермир. Проблема определения размеров первичной продукции только тогда двинется вперед, когда в умелых руках будут скомбинированы все три подхода к такому определению (два «кислородных» и солевой) и когда будет найден метод оценки продукции макрофитов и перифитона. Порукой тому, что этот момент не за горами, вся история вопроса в советской науке. В то время как Gardiner (1939) утверждал, что «часто» удается предсказать время окончания цветения, Гусева в 1937 г. уже предсказывала не только конец, но и начало цветения. Таким образом, советские ученые, заимствуя ценную физиологическую методику из-за рубежа (Винберг — у Gran and Gardner, 1927; Францев — у Schreiber, 1927), оригинально использовали ее для решения принципиально важных вопросов теории продуктивности, новаторски смело подходя к такому решению, умело сочетая в этом подходе вопросы теории и практики (Винберг, 1935 и Ивлев, 1939 — рыбохозяйственные вопросы, Францев и Гусева — питьевые).

Проблемам, связанным с промежуточными звеньями продукции, в советской науке было посвящено много труда и дано много удачных решений. Труднейший вопрос о питании зоопланктона, над которым так безуспешно трудились до самого последнего времени в океанологии, решается сейчас в лимнологии советскими учеными. Гаевской (1938, 1939, 1941) в ряде очень продуманных последовательных подходов удалось, наконец, разрешить вопрос о питании Cladocera. Научившись стерилизовать как самих Cladocera (разведенным раствором риванола), так и их водорослевую пищу (риванол плюс иод), Гаевская доказала, что дафнии питаются хорошо и интенсивно, при этом все время партеногенетически, размножаются только при питании комбинацией живых бактерий и протококковых водорослей. Такое же комбинированное питание, по последним данным, присуще Limnocalanus (жгутиковые и диатомеи). Решение этого вопроса открывает большие возможности в деле управления средой в культуре, а вместе с тем и в технологической стороне организации фабрик рыбьего корма, так грубо эмпирически разрешавшихся до сих пор американцами. Гаевская выдвигает целый ряд предложений в области заготовки корма для дафний в производственном масштабе[1]. Реферат работы Родиной (1941) в значительной части подтверждает открытия Гаевской; что же касается противоречащих данных, то они, ввиду реферативной краткости изложения, не могут считаться опровергающими[2].

Очень важный для теории продуктивности вопрос об использовании планктической продукции в значительной степени освещен трудами советских ученых. Во-первых, при помощи методики, разработанной Кастальской-Карзинкиной (1937), мы научились оценивать, какая часть планктона приходится на долю свежих трупов; она оказалась неожиданно большой (в зоне скачка в Глубоком озере до 71% Aphanizomenon оказались мертвыми). Процессы разложения в погружающемся планктоне заходят очень далеко, и на дно опускаются только пустые, полуразрушенные оболочки водорослей, что особенно справедливо для сине-зеленых; диатомовые и разлагаются медленнее, и погружаются быстрее. В илособирающих сосудах на дне

[1] Вероятно справедлива критика Карзинкина и Сараевой (1942), указывающих на неэкономичность создания специальных цехов выращивания водорослей и предлагающих найти такой спектр среды, при котором можно было бы одновременно выращивать и Cladocera и их корм.

[2] Особенно после опубликования работы Кастальской-Карзинкиной (1942), несомненно подтвердившей данные Гаевской, несмотря на менее совершенную методику.

Клязьменного водохранилища не улавливались трупы сине-зеленых до начала августа, хотя цветение их началось в июне. Только с приближением металимниона ко дну и с начала циркуляции трупы сине-зеленых стали «доходить» до дна. По данным покойного В. М. Рылова (1941), и зоопланктон целиком разлагается в процессе погружения; даже хитиновые оболочки рачков разлагаются полностью, не доходя до дна, и при этом в неглубоких водоемах. Поэтому нет ничего удивительного, что химизм свежеосевшего ила (Сперанская, 1935) сильно отличается от химизма планктона уменьшением в 4 раза содержания сахаров и гемицеллюлоз, в 3,2 раза — общего азота и возрастанием в 8 раз зольности. Иначе говоря, этот неожиданный и исключительный масштаб планктического разложения в стагнационные периоды заставляет предполагать исключительно мощную роль бактерий в озерной воде. Советские ученые научили нас непосредственному учету количеств бактерий в воде (предложено 4 метода: Холодного, Кузнецова, Разумова и Гурфейн). Количество бактерий колеблется в различные сезоны в Белом озере от 0,5 до 6 млн. на 1 см^3, в Глубоком — от 0,5 до 3,0 млн. В работах Кузнецова и Карзинкина было показано особенное обилие бактерий в зоне скачка, где, в силу резкого и быстрого возрастания плотности воды, замедляется погружение разлагающегося планктона, а отсюда стала понятна и причина металимниального минимума O_2. Интенсивность распада планктогенного органического вещества определяет развитие бактерий. Хартулари и Кузнецов (1937) установили, что именно эти вещества содержат много легкоусвояемого азота и углерода; это представление о значении легкоусвояемых запасов C и N плодотворно заимствовано Кузнецовым (1937, 1939) из почвоведения (Schorrey, И. В. Тюрин). В почве растение использует только легкоусвояемое вещество, переходящее в раствор при воздействии ферментов в кислотном гидролизе. Новобранцев (1937), сопоставляя содержание органического вещества и количество бактерий, убедительно доказывал значение легкоусвояемого вещества для развития озерных бактерий. Аллохтонные[1] органосоединения с трудом разрушаются бактериями (Кузнецов и Хартулари, 1937). Новобранцев показал, что карьеры, весьма богатые органическим веществом, непропорционально бедны бактериями. При этом и фосфаты легко адсорбируются гуминовыми соединениями (Gessner, Ohle) и водными окислами, переходя в трудноусвояемое (для фитопланктона) состояние. Правда, по данным Салимовской-Родиной (1940), в озерной воде имеются бактерии, способные переводить в растворимое состояние фосфаты, иммобилизованные вследствие наличия в озере различных водных окислов карбонатов, силикатов и некоторых сульфатов.

Разложение органического вещества осуществляется по типу последовательных фаз метабиоза (аммиачной, нитритной и, наконец, нитратной), как и в морской воде, согласно лабораторным экспериментам Brand, Rokestrow и Renn. Замечательно, что процесс минерализации, в строгом соответствии с тем, что говорилось выше о разложении планктона, идет интенсивнее, чем в море: аммонификация, например, по Скопинцеву и Брук (1940), достигает максимума на 5—10-й день, а в морской воде, где, правда, опыт велся с чистой культурой разлагающихся диатомей, медленнее — к 20-му дню. Не менее интересно, что, по тем же данным, минерализация захватывает не все органическое вещество: по фосфору процент минерализации достигает 60—70, по азоту — 93; хролофилловый пигмент

---

[1] Этот термин чаще всего применяется к поступающим в озеро гуминовым соединениям. В региональных условиях Швеции и Финляндии они действительно приносятся реками, в советских условиях они чаще поступают из litorали, заболоченной мхами, и не могут считаться аллохтонными (Ласточкин, 1931).

разрушается на 82%. Иначе говоря, за вегетационный период идет нарастание органического вещества в стабильной форме.

Не удивительно, что, по данным Кузнецова, подавляющая часть запасов O_2 в воде в некоторых слоях мета- и гиполимниона используется бактериями в масштабах от 0,15 мг/л до 1,5 мг/л в сутки. Максимальное потребление на дыхание у водорослей достигает в период цветения в эпилимнионе 0,25 мг/л. Общее потребление бактериями запасов O_2 для дыхания за стагнационный период может доходить до 40—60%, а зимой (по Россолимо и Кузнецовой, 1934) доходит в заморных водоемах до 98%. Потребление O_2 в этом случае в значительной мере обусловливается микробиологическими процессами, связанными с окислением образующихся в верхних слоях ила (Хартулари, 1939) и поднимающихся в толще воды пузырьков метана и водорода. Из запасов O_2 в мета- и гиполимнионе таких озер на окисление CH_4 и H_2 потребляется, по данным Кузнецова (1939), от 40 до 60%. Метановые и водородные бактерии очень широко распространены в пресных водоемах и в случае отсутствия CH_2 и H_2 могут существовать за счет органических веществ. Большой заслугой Л. Л. Россолимо (1932, 1934) является доказательство большой важности этих процессов в создании заморных условий в озерах: это положение, несмотря на известное внимание к процессу образования метана в зарубежных исследованиях, было обосновано советской наукой.

Весьма велики заслуги советской биогидрологии в изучении донных отложений как продукта распада организмов. В области оценки масштабов седиментационного процесса привлекает внимание представление Россолимо о трансседиментации — процессе перемещения мелководных отложений в глубокие впадины водоема благодаря взмучиванию ила[1] (волны и волновые течения) или, по представлению Кузнецова и Хартулари (1941), благодаря скатыванию охлажденной воды летом в глубокие впадины, увлекающему за собой и крайне рыхлые слои свежеосевшего ила (см. также Пельш, 1935, доказывавшего неизбежность «гравитационных» скатываний придонной воды в силу ее некоторой осолоненности).

Сообразно тому, что говорилось выше о судьбе мертвого планктона, для большинства озер ведущее значение в илообразовании имеют заросли макрофитов, особенно если к ним присоединить и заросли мхов, остатки которых плюс выпавшие в осадок гуминовые соединения играют большую роль в илообразовании в дюстрофных озерах (Россолимо, 1937; Панкратова и Стальмакова, 1941; Францев, 1941). Подробное изучение форменных остатков в илах Залучинских озер (Панкратова, Стальмакова, Штурм, 1939) показало, как редки такие остатки планктона и бентоса, кроме немногочисленных случаев весьма мелководных озер с легко взмучиваемым пелогеном, в котором можно встретить даже живые водоросли[2].

Советская наука создала учение о структуре донных отложений. Даже в илособирающих сосудах удается отчетливо проследить четыре слоя, образовавшихся за год: два темных, связанных со стагнационными периодами с их восстановительными процессами в свежеосажденных илах, и два чередующихся с первыми оливково-коричневых слоя, осажденных в циркуляционные периоды, с их окислительным режимом (Россолимо, 1937). В более глубоких горизонтах годичные слои сохраняются весьма отчетливо и, по мнению открывшего их при

---

[1] Дианова и Ворошилова (1940) склонны так же объяснять причины большего вертикального распространения бактерий в некоторых впадинах Каспия по сравнению с литоралью.

[2] Большое участие форменных элементов фитопланктона заметно только в осеннюю циркуляцию, когда трупы быстро увлекаются на дно (Россолимо, 1938; Дексбах, 1939).

помощи специальной аппаратуры Б. В. Перфильева (1923, 1929), позволяют уверенно изучать хронологию водоема (биохимическая геохронология). Еще существеннее для понимания процессов, совершающихся в толще иловых отложений, теория микрозонального илообразования Б. В. Перфильева, утверждающая, что иловые отложения обладают слоистой структурой и слои слагаются по вертикали в закономерный ряд, который можно рассматривать как цепь последовательно сменяющихся фаз образования ила (1929, 1932), идущих в тончайших слоях, именуемых Перфильевым микрозонами. Ил представляет собой систему горизонтальных микрозон, отличающихся друг от друга комплексом физико-химических и биологических свойств, находящихся в известном подвижном равновесии из-за наличия взаимно противоположных вертикальных диффузионных потоков (сверху с O_2, снизу с CO_2, CH_4, H_2, H_2S_3 и т. д.), создающих известные осадки в каждой микрозоне (микрозоны превращения). Общий тип изменений следует из данных С. И. Кузнецова (1939).

Восстановительный характер процессов, идущих в нескольких сантиметрах от поверхности ила, не подлежит сомнению, как и постепенная минерализация отложений и интенсивное использование легкоусвояемого азота в самых верхних микрозонах.

Поверхностная пленка ила поражает богатством бактерий,— здесь происходят самые интенсивные процессы разложения. Только в период особенно интенсивного илообразования количество седиментирующих частиц настолько преобладает над бактериями, что Перфильев называет эти микрозоны микрозонами осаждения. Поверхностная пленка находится под интенсивным воздействием как водной среды (придонной воды), так и илового раствора; в особенно благоприятных условиях в этой пленке так развиваются бактерии, что она интенсивно нарастает за счет этих бактерий, а не осаждения (микрозоны нарастания). Роль ее исключительно велика. Именно тут, как показал Пельш (1935), имеется резкий градиент электропроводности и прочих физико-химических факторов и крайне резкое нарастание количества бактерий (Карзинкин, 1934) по сравнению с придонной водой. Через нее и в нее идет интенсивное поглощение ряда соединений, как, например, фосфат- и кальций-ионов, как это известно из практики прудоводства и по работе Ратчихиной (1939), а равно и железа, кругооборот которого в значительной степени выяснил Ивлев (1937). Большие количества железа в стагнационные периоды переходят в придонную воду и далее во весь гиполимнион, а с началом циркуляции вновь выпадают в зону осаждения, реагируют с органическими соединениями, переходя из легкорастворимых в труднорастворимые и обратно (с определенным участием бактерий, как сидеротрофных, так и сидерофорных). С возрастанием дефицита O_2 придонная вода в свою очередь насыщается из илового раствора различными органическими растворимыми соединениями и минеральными солями (Fe, Mn, NH_4 и т. д.). Поэтому мало вероятно, что поверхностная пленка представляет собой барьер, сильно затрудняющий диффузионные процессы (Россолимо, 1939), барьер, нарушаемый, по мнению Россолимо, только дыхательными движениями личинок хирономид и олигохет, вымывающих током воды соли Fe, NH_4 и т. д. из илового раствора. Перфильев думал, что эти токи играют обратную роль, принося в микрозоны кислород из придонной воды. Поверхностный слой (0—2 см) в заморных озерах продуцирует больше всего газов; на глубине 15—20 см газообразование вдвое меньше (Кузнецов и Хартулари, 1937), особенно в глубоких впадинах, куда, по мнению авторов, сносится много поверхностного ила. Количество бактерий в поверхностном слое в 20—25 раз больше, чем в придонной воде, составляя, по Хартулари (1939), до 7,8% веса всего органического вещества и 64 млрд. экз. по обилию

(на 1 г сухого ила). Советской науке принадлежит важная заслуга в выяснении судеб иловых отложений. Их разложение останавливается на глубине в 1—1,6 м от поверхности ила (в ряде случаев оно идет только в верхних 15—20 см); ниже, несмотря на наличие жизнедеятельных бактерий (в количестве десятков или сотен миллионов на 1 г сырого ила), наступает консервация ила, исключающая эти огромные запасы органического вещества из кругооборота веществ в озере.

Омелянский (1925) и Пельш (1935) видели причину этой консервации в накоплении диссимилятов, Кузнецов и другие (1939) предполагают, что причиной консервации является также и полное использование легкоусвояемого азота. Допустимо некоторое разложение органического вещества и вследствие действия в глубоких слоях ила бактериальных энзимов, но размер этого разложения определяется с трудом и не особенно достоверно (Бервальд, 1939; Мессинева).

Советскими учеными произведена большая работа по химическим анализам илов (Кузнецов с сотрудниками, 1939; Сперанская, 1935) в различных региональных условиях: подводя итоги этой работе, Кузнецов (1937) мог заявить, что процент участия различных органических веществ в составе поверхностных слоев ила, несмотря на огромный размах колебаний в проценте зольности илов (от 9 до 94%), довольно однообразен с примерным содержанием: битумов — 8%; гемицеллюлоз и сахаров — 14%; клетчатки — 7%; лигнино-гумусового комплекса — 60%; общего азота — 4,8%[1]. Общие заслуги советской науки в деле изучения донных отложений несомненно велики, и целый ряд обобщений в этой области биогидрологии принадлежит советским ученым. Из рамок статьи выпадает обзор крупных достижений советской науки как в области изучения сапропелей, так и в области изучения процессов грязе- и рудообразования.

Достижения советской науки в области изучения бентоса освещались мною в юбилейной сводке за 20 лет Октября (Ласточкин, 1937). Здесь достойны упоминания только те моменты, которые имеют отношение к теории биологической продуктивности. Хотя в отношении макрофитов становится все очевиднее их исключительное значение в образовании донных отложений, оценка их продукции, несмотря на прекрасную разработанность отдельных звеньев методики количественного учета Бородинской биостанцией (Лепилева, Чернов, Машатина), исключительно редко привлекала внимание советских исследователей (Бервальд, 1939; Лицина, 1939). То же самое надо отметить в отношении сфагневых и гипновых наплывов, определяющих интенсивность заиления заболоченных озер и замещающих в них всю или почти всю литоральную растительность. Не ясна и количественная роль зообентоса в образовании илов, хотя данные по динамике биомассы (Lenz, Черновский, Боруцкий) согласно свидетельствуют о некотором значении трупов зообентоса в накоплении иловых масс. Исключительные трудности в разрешении вопроса о природе пищи бентофагов (детрит? бактерии?) до сих пор не позволяют оценить роль зообентоса в переработке ила; разрешение этого вопроса, вероятно, возможно при помощи вышеописанной методики Гаевской, уже добившейся значительных успехов в деле стерилизации олигохет (Барышева, 1941).

Весьма крупные успехи достигнуты в понимании продуктивной роли зообентоса как кормового ресурса для конечной продукции. В разработке этого вопроса советскими гидробиологами с большой яркостью и полнотой выявлена биологическая специфика во взаимо-

---

[1] В карельских озерах: битумов 5%, гемицеллюлоз и сахаров — 9,8%, клетчатки — 7%, лигнино-гумусового комплекса — 51,1%, общего азота — 3,7%.

отношениях хищника с кормом и полностью развенчано механистическое упрощенчество в разрешении этого вопроса на Западе.

Правда, и до сих пор иногда в советской литературе пытаются защищать научно-практическое значение пресловутого Р/В коэффициента (Цееб, 1940), вплоть до рекомендации его для ориентировочных рыбохозяйственных расчетов (сборник «Рыбные ресурсы Ленинградской области», 1941), но, к счастью, это редкие исключения. Кормовая ценность бентоса определяется не его сырым весом, а знанием калорийности каждого вида корма и ценности его по усвояемости органических составных частей, с учетом плотности бентического населения и степени дисперсности его в пространстве. Трудоемкость такого подхода в значительной степени будет уменьшена, если будет продолжена разработка эквивалентов кормовых единиц и точное определение показателей возрастных изменений сырого и сухого веса. Такое направление работ, плодотворно начатое Карзинкиным и продолженное Яблонской (1935) и Березиной (1941), должно привести к разработанной таблице кормовых эквивалентов, включающих все основные виды рыбьего корма. Только таким путем будет подведена подлинно научная база для оценки важнейшей категории рыбьего корма, какой является зообентос озер.

Многогранность и сложность биологических взаимоотношений заставляют разрабатывать и ряд других направлений.

1. Е. В. Боруцким (1937) интересно поставлен и удачно разрешен вопрос о доступности бентического корма для рыбы. Перед рыбой в поисках бентического корма возникают троякие препятствия: химические, механические и пространственные. Ценный кормовой ресурс может оказаться в зоне, недоступной рыбе вследствие неблагоприятной констеляции условий среды, например в случае пребывания личинок двукрылых (микроаэрофилов) в среде, почти лишенной кислорода. Вертикальное распространение этих же личинок или олигохет на глубины, недоступные даже для роющих рыб, где и сами иловые массы оказываются более уплотненными, превращается в механическое препятствие для использования такого корма (Суетов, 1939; Боруцкий, 1940; Черновский, 1938). Недаром Боруцкий называет эти недоступные зоны ила бентохранилищем, обеспечивающим сохранность вида от полного уничтожения. Наименьшее препятствие представляет мелкость корма и редкое рассеяние его в пространстве, заставляющее рыбу тратить много энергии на его поиски.

2. Как ни отстала лимнология от океанологии в деле определения истинной продуктивности бентоса, все же за последнее время появились некоторые попытки измерить масштаб этой продукции; среди них наиболее обоснованной, хотя и далекой от идеала (вследствие трудностей, связанных с прослеживанием судьбы имаго вне водоема), представляется попытка Боруцкого (1939).

В этой работе мы имеем первый пример более или менее точного определения Р/В коэффициента для озера и цифровой материал по масштабам уничтожения, отмирания и т. д.

3. Из изучения экологических связей рыбы вытекает необходимость признания большого влияния условий среды на рыбопродуктивность, в частности на интенсивность тканевого и клеточного дыхания, а отсюда и на обмен (на рост, на соотношение основных процессов обмена): заметно повышенная кислотность или соленость среды, даже при весьма энергичном питании, вызывая аноксию, тормозит прирост рыбы; незначительные сдвиги pH, замена пресной воды слабо соленой, наоборот, значительно стимулирует у карасей и карпов обмен и прирост (С. Н. Скадовский, 1937) и т. д.

4. Эколого-физиологические исследования рыбопродукции, так плодотворно развернувшиеся в советской литературе в отношении

морских рыб (Зенкевич, Шорыгин, Желтенкова, Сушкина, Майский и др.) и выдвинувшие целый ряд новых понятий в области физиологии и экологии питания рыб (общий и частный индексы наполнения желудка, индекс избирательной способности, пищевые пластичность и активность, кормовые площади и пастбища, напряжение, объем и сила конкуренций), не получили должного отзвука в лимнологии. По последней работе Елеонского и Кузнецова (1940) можно видеть, сколь плодотворным оказывается такой подход. Поставив перед собой задачу анализа влияния уплотненных посадок (удвоенных, утроенных и учетверенных) по сравнению с нормальными на продуктивность карпа, авторы, во-первых, дали бесспорный пример выедания кормового бентоса; во-вторых, оказалось, что даже при учетверенной против рыбоводной нормы посадке рыбопродуктивность пруда несколько превышала продукцию пруда с нормальной посадкой. Авторы справедливо указывают, что повышенная конкуренция заставляет рыбу усиленно выискивать необычные виды корма[1] и таким образом обеспечивать себе пропитание — правда, за счет снижения в своем теле запасов жира и, в некоторой степени, белка. Легко себе представить, как усложняются эти взаимоотношения, когда на внутривидовую конкуренцию накладывается межвидовая, как правило, менее сильная, но всегда осложняющая эти многочленные отношения.

Отношения между рыбой и планктоном мало освещены в советской литературе. В работе Б. С. Грезе (1939) показаны и элективная способность у сеголеток окуней отбирать Bosmina crassicaudis, даже в темноте, от B. longirostris и B. obtusirostris, и неудачи в ловле копепод. Грезе справедливо указывает, что поведение жертвы (способность к движению, степень активности, стайный образ жизни) играют крупную роль во взаимоотношениях и требуют детального исследования.

Ивлев в ряде статей, опубликованных в 1939 г., изучает трофический коэффициент и энергию прироста у карпа и щуки. По его обстоятельным расчетам, энергия прироста за вегетационный период составляет у карпа 31,3%, а у щуки 31,48% всей поглощенной энергии. Это удивительное совпадение размеров энергии прироста у столь разно питающихся рыб побуждает его в третьей работе попытаться связать математическим расчетом первичную продукцию выростного пруда с конечной продукцией, определяя методом Винберга продукцию фитопланктона за сезон и обловом — рыбопродукцию. Относительные размеры той и другой в пяти прудах не совпадают, колеблясь для фитопланктона от 104 тыс. кг/кал глюкозы до 332 тыс., а для прироста рыбы — от 16 тыс. до 21,4 тыс., причем там, где первичная продукция максимальна, рыбопродукция оказывается минимальной. Процент воспроизводства в теле карпа энергии, заключенной в биомассе фитопланктона, оказывается колеблющимся от 5 до 21, в то время как, принимая за норму для воспроизводства энергии в каждом звене продукции те 31%, которые Ивлев получил для соотношения кормовой бентос и нектон к телу рыбы, следовало ожидать для цепи: водоросль — бактерия — зоопланктон (зообентос) — рыба воспроизводства в теле последней только 3% энергии первичной продукции, а, по мнению Ивлева, даже 1%. Ивлев приходит к выводу, что или недоучет продукции макрофитов (а надо прибавить: и перифитона с фитобентосом) приводит к преувеличенному проценту воспроизводства, или метод Винберга не верен. Эта первая попытка связать все формы продукции в единую цепь биоло-

[1] Желудки карпов из пруда № 1 были наполнены хирономидами и дафниями; из пруда № 2 5% содержали уже червей и 32% копепод; из пруда № 3, соответственно, 23,7% и 58%, из пруда № 4 — 41,7% и 66,29%.

гической продуктивности водоема, конечно, несовершенна, спорна в ряде пунктов, но все-таки это единственная, быть может и преждевременная, попытка измерить эти соотношения. Вероятно прав Шорыгин (1939), когда пишет: «По нашему глубокому убеждению, прежде чем строить теории, мы должны знать явление, а для того чтобы знать его, мы должны уметь измерять его». Я бы только прибавил: учитывая всю специфику данного явления как биологического. Думаю, что эта фраза была бы хорошей нравоучительной эпитафией для скороспелых обобщений, именуемых претенциозным названием «теория биологической продуктивности». Муравейский (1936) был прав, когда писал, что теории биологической продуктивности у нас нет,— мы только ставим вехи для таковой. Эти вехи поставлены за какие-нибудь 8—10 лет советской наукой. За 25 лет в этой области нами сделано изумительно много, как ни в какой другой стране,— больше, чем во всей мировой науке в целом. Целеустремленность советской мысли, новаторский подход, прекрасная комплексность в работе отдельных биогидрологов и целых коллективов, вроде замечательного коллектива Косинской лимнологической станции, умелое и вместе с тем критическое использование зарубежных достижений — все эти черты науки нашей родины полнокровно и многогранно отразились в развитии «теории» биологической продуктивности, поставив перед нами настойчиво и во весь рост необходимость дальнейшего, столь же целеустремленного и новаторского движения вперед.

Основная проблематика биогидрологии рек заметно отличается от таковой же в области изучения озер — отчасти потому, что актуальные проблемы биолимнологии еще преждевременно ставить перед биопотамологией вследствие общей отсталости последней, отчасти потому, что перед биопотамологией стоят свои специфические задачи, сугубо актуальные на сегодняшний день. Водоемы активного стока настолько отличны в своей специфике от водоемов замедленного стока, что при всей общности ряда проблем, стоящих перед изучением и тех и других водоемов, в существе каждого объекта изучения и в методике его изучения достаточно много различного, чтобы оправдать самостоятельное существование науки о текучих водоемах материковых вод. В гидрологии это положение получило в последнее время несомненное признание: вовлечение всей массы воды в непрерывное турбулентное движение, осложняемое развитием внутренних течений — поперечных, восходящих и нисходящих,— и насыщение этого потока взвешенными и влекомыми наносами представляет такое отличие активного стока от замедленного, когда количество переходит в качество.

Гидробиологическое изучение водного населения стоит перед многими, еще почти совсем не разрешенными задачами. Наличие удивительного сходства в видовом составе потамопланктона с лимнопланктоном ни в какой мере не снимает вопроса об экологических отличиях между, скажем, какой-нибудь Melosira granulata, обитающей в Белом озере, и ее речным потомством, проплывшим сотни километров по Шексне и Волге. Много внимания и сил потрачено на изучение судьбы сточных бактерий, попавших в реку и ею перерабатываемых в процессе самоочищения, но как мало сделано в отношении изучения видового состава, физиологических особенностей, количественных показателей и гидрологического воздействия на водную массу реки или на ее донные отложения олигосапробной флоры бактерий, постоянно присущей незагрязненным водам. Поставленные вопросы — яркие примеры отставания гидробиологического изучения речного населения. Значительно больше сделано в области гидробиологического изучения потамобентоса. Под несомненным влиянием гидро- и аэродинамики, разрешивших целый ряд задач о

наиболее обтекаемой форме движущегося в этих средах твердого тела, получили свое объяснение основные типы внешних очертаний прикрепленных в реке микрофитов и животных. В советской литературе можно указать на работы К. А. Бродского и Рубцова, занимавшихся изучением морфологии и экологии обитателей быстро текущих вод. Но наибольшее значение в этой области имеет работа Е. С. Неизвестновой-Жадиной (1937), где впервые разработана экологическая классификация донного населения равнинной реки и приведены яркие примеры взаимодействия гидрологических факторов с этим населением. По полноте и глубине этого анализа работа Неизвестновой представляет выдающийся пример новаторского подхода к разрешению вопроса. Впервые в науке отчетливо показана большая роль речного населения как активного агента деформации русла, выражающаяся в разрушении донных пород (разрушительная роль населения пластичных глин), в стабилизации грунтов путем образования сплошного покрова из губок и толстого ковра иловых домиков рачков, предохраняющих поверхность грунта от разрушающего действия воды, и, наконец, в создании грунта путем участия организмов в процессах илообразования (на участке Оки, в 1 км длиной, улитки Viviparus образуют в сутки около 71,8 кг экскрементов в сухом весе).

Пользуясь тем, что в юбилейных статьях Жадина, Муравейского (1937) и Рылова (1937) был достаточно освещен размах исследования в биогидрологическом отношении, я считаю важным осветить здесь состояние только одной проблемы биопотамологии: нашего понимания реки как целого и ее расчленения. Положение Муравейского: «целое» водоема весьма относительно и определяется той ролью и местом, которые данный водоем занимает в процессе стока (1936)», правильно оттеняет решение проблемы целостности реки с биогидрологических позиций. Пространственная относительность этой целостности должна быть дополнена и относительной целостностью во времени. Весенний паводок, развертываясь на всем протяжении реки последовательно, достаточно резко нивелирует локальные особенности и создает единство гидрофизических и гидрохимических свойств реки на тысячекилометровых протяжениях, мало подверженное воздействию климатических особенностей тех районов, через которые несет свои бурные и насыщенные наносами воды широко разлившаяся река. Эта целостность достигается в данном случае решительным преобладанием одного из двух основных источников питания реки — поверхностного стока над грунтовым. Согласно ряду работ (Неизвестнова-Жадина, 1937; Ласточкин, 1936; Жадин, 1940), этот период является и периодом биологического единства реки, когда в результате половодного сноса обитатели верхних участков реки, обильно насыщая ее воды, несутся и оседают на всем ее протяжении. В этот же период, по физиологическим причинам, проходные и полупроходные рыбы проходят те же тысячекилометровые пространства вверх, усиливая это единство, перенося паразитов, непереваренные в своем кишечнике яйца и семена, в средние и верхние плёсы реки. Но и в меженные периоды это единство не ликвидируется полностью, особенно в среднем и нижнем течении большой реки. Так, по данным Горюнова и его сотрудников, солевой химизм Волги на ее протяжении от Горького до Астрахани, несмотря на известную поперечную асимметрию в распределении струй под влиянием притоков, обладает заметной стабильностью, особенно резко выраженной в нижнем течении. Равным образом и в подледный период, характеризующийся резким преобладанием влияния подземного стока над поверхностным, устанавливается химическое единство реки по пониженному содержанию O_2, увеличению солевого остатка и т. д. (Скопинцев, 1939; Щербаков,

1941). Правда, последний период вместе с тем есть период максимальной биологической разобщенности различных районов реки. В дополнение к данным Горюнова ряд исследователей планктона реки устанавливает известную стабильность речного планктона крупных рек в определенные отрезки вегетационного периода.

Наличие этой целостности реки ни в какой мере не снимает вопроса о целесообразности районирования реки по биологическим показателям, и в особенности вопроса о структурных элементах реки, из которых складывается все ее течение. Попытки районировать реку на крупные районы по ее ихтиофауне были сделаны еще до революции (Сабанеев, Варпаховский). В последнее время К. И. Мейер (1926) на основании изучения потамопланктона Оки пришел к убеждению о необходимости различения 4 районов в равнинной реке: верховья, верхнего, среднего и нижнего течений. Исследования автора статьи (1937) показали, что отчасти по качественным и особенно по количественным показателям ихтиофауны крупной реки реку можно разбить на 7—10 районов. Но особенно существенно установить структурную единицу реки. Гидрологи уже давно утверждают, что река состоит из чередований плесов и перекатов, и несомненно, что совокупность плеса с примыкающим к нему перекатом образует ту структурную единицу реки, к которой надо относить все биологические показатели, и в частности показатели биомассы. Такая структурная единица далеко не всегда совпадает с границами мэандра. В верхних и даже в средних районах реки на один мэандр приходится помногу таких структурных единиц (их количество на один мэандр, уменьшаясь вниз по течению, доходит, наконец, до одной единицы на мэандр (Ласточкин, в печати). Типичные и противоречивые особенности плеса и переката определяют закономерности размещения речного населения: асимметрическое размещение бентических биоценозов плеса, разрыв их распространения на каждом перекате и замену перекатными биоценозами, смену их расположения на противоположное в соседнем плесе, закономерные колебания биомассы бентоса, высокой на плесе и низкой на перекате (Ласточкин, в печати). В формировании планктона плес играет роль крупного очага пополнения из многочисленных подзастружных ям (сотни на один плес); каждый перекат обогащает планктон легковесными элементами из зоо- и фитобентоса (Н. В. Кордэ, в печати). Размещение рыбного стада в реке определяется ее структурными элементами (Месяцев, 1937).

Таким образом, речные биоценозы складываются в естественные группы-комплексы плесовых и перекатных биоценозов, связанных не только единством среды, но и наличием поперечных течений. Эти течения переносят от одного берега к другому и в плес наносы и вместе с ними — яйца и семена и перекатную фауну, влекомую наносами. Комплексы биоценозов, быть может через промежуточные звенья, объединяются в совокупность биоценозов всей реки. Жадин (1940) именовал это целое биомом в шельфордовском понимании этого разнопонимаемого термина, на подобие степи, тундры, тайги. Но это единство особого рода, поскольку оно определяется не климатическими «зонами жизни», а движущейся водной массой, создающей некоторое химическое единство, единство по взвешенным наносам (мутные и прозрачные реки), проносящей единый на большом протяжении планктон, а во время половодья несущей и бентос и, наконец, сносящей вышеобразованный детрит, ил, фекалии к нижележащим биоценозам. Эта одностороняя связь «сверху вниз» несомненна.

Обратная связь, несомненно, менее мощна и непостоянна (через пищевые и нерестовые миграции вверх по течению у рыб, кочевые и перелетные — у речных птиц, медленные — у каспийских и черно-

морских иммигрантов из Malacostraca). Диалектическое представление о связи целого и части выпукло демонстрируется и в этом весьма своеобразном случае.

Обоснование единства реки и выявление ее структурных элементов имеют прямое отношение к построению основ будущей теории биологической продуктивности реки. Здесь сделаны только первые шаги. Продуктивность потамопланктона не изучалась современными методами, и тут отставание исключительно велико. В отношении зообентоса трудами советских ученых решительно развенчаны представления о качественной бедности и малом обилии такового в реке. Доказано исключительное обилие микробентоса в песчаных грунтах (Ласточкин, 1936; Неизвестнова-Жадина, 1935). По данным Неизвестновой (1937), суммарное обилие животной жизни достигает 1 400 000 экз. на 1 м^2! Параллельно и независимо от аналогичных данных для морских песков открыт новый мир, населяющий лакунарные пространства в этих песках. Весовое обилие (биомасса) потамобентоса оказалось конкурирующим с обилием высококормных по бентосу озер (Ласточкин, 1936; Неизвестнова-Жадина, 1937; Жадин, 1940; Ласточкин, 1941), особенно в нижнем течении крупных рек. Возник вопрос о причинах несоответствия этой высокой по сырому весу биомассы с низкой рыбопродуктивностью реки. Речные грунты, повидимому, являются не в меньшей мере бентохранилищами, чем пелагические слои озерного ила.

Размеры статьи, с одной стороны, и наличие свежих сводок, с другой (Жадин, 1940; Ласточкин, в печати), позволяют оставить в стороне подведение итогов в области изучения советских водохранилищ; можно лишь отметить исключительное богатство советских исследований водохранилищ, уступающее только американским, несмотря на чрезвычайную молодость этого направления работ и большой интерес советских изысканий к самому трудному и ответственному моменту — разработке прогнозов особенностей будущих водохранилищ.

Подведение итогов замечательных успехов советской гидробиологии не может быть самоцелью статьи. Многое уже сделано, им можно и должно гордиться, но еще больше надо сделать. Подводя итоги юбилейной сессии Академии Наук СССР, «Правда» писала: «Новаторство не терпит остановок и покоя». Этот благородный призыв к постоянному движению вперед, всегда бывший могучим импульсом для передовой науки, сейчас должен стать основным лозунгом всего нашего научного планирования и научной работы. Сейчас более чем когда бы то ни было надо задуматься над основами реконструкции нашего водного хозяйства и приложить свои силы для скорейшего разрешения ряда жгучих вопросов теории и практики биопродукции водоемов. Цель советской биогидрологии — всемерно разрешать задачи военного времени по максимальному использованию и расширению водных пищевых ресурсов. Одновременно нашей задачей является интенсивная и новаторская разработка теоретических основ восстановления и реконструкции водного хозяйства в послевоенный период на новой, более высокой основе.

Литература

1. Алеев, Труды Инст. водоснабж., 1933; Микробиология, т. III, 1934.—2. Алеев, и Мудрецова, Микробиология, т. VI, 1937.—3. Барышева, Тр. Мосрыбвтуза, в. III, 1941.—4. Бервальд, Тр. студенч. кружка при МГУ, 6, 1939.—5. Березина, Тр. Мосрыбвтуза, вып. 3, 1941.—6. Боруцкий, Тр. Лимн. ст. Косино, вып. 21, 1937, вып. 22, 1939; Зоол. журн., т. XIX, 1940.—7. Винберг, Тр. Лимн. ст. Косино, вып. 18, 1934; вып. 20, 1935; Зоол. журн., т. XV, 1936; Тр. Лимн. ст. Косино, вып. 21, 1937. 1937а; вып. 22, 1939.—8. Гаевская, Зоол. журн., т. XVII, 1938; т. XVIII, 1939; Тр;

Мосрыбвтуза, вып. III, 1941.—9. Грезе, Изв. ВНИОРХ, т. XXI, 1939.—10. Гусева, Микробиол., т. IV, 1935; Микробиол., т. VII, 1938; Бюлл. Моск. общ. исп. прир., 48, 1939.—11. Дексбах, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., 48, 1939.—12. Елеонский и Кузнецов, Тр. Мосрыбвтуза, вып. 2, 1940.—13. Жадин, Изв. АН СССР, биол. сер., 1937; Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 5, вып. 3—4, 1940.—14. Зенкевич, Зоол. журн., т. XV, 1936; т. XVI, 1937.—15. Зернов, Общая гидробиология, 1934.—16. Ивлев, Тр. Лимн. ст. Косино, 21, 1937; Бюлл. Моск. общ. исп. прир., 48, 1939; Зоол. журн., т. XVIII, 1939а; ДАН СССР, т. 25, 1939б.—16. Карзинкин, Тр. Лимн. ст. Косино, 17, 1934; Зоол. журн., т. XV, 1936; Тр. Лимн. ст. Косино, т. 19, 1935.—17. Карзинкин и Сараева, Зоол. журн., т. XXI, 1942.—18. Кастальская-Карзинкина, Тр. Лимн. ст. Косино, вып. 19 и 21, 1935 и 1937; Зоол. журн., т. XXI, 1942.—19. Кузнецов С. И., Тр. Лимн. ст. Косино, т. 17 и 22, 1934 и 1939; Микробиол., т. VI, 1937.—20. Кузнецов и Кузнецова, Тр. Лимн. ст. Косино, т. 19, 1935.—21. Кузнецов и др., Тр. Лимн. ст. Косино, вып. 22, 1939.—22. Lastočkin, Arch. Hydrob., Bd. 23, 1931; Тр. Иван. с.-х. инст., т. 2, 1936: Изв. АН СССР, биол. сер., 1937; Тр. Зоол. инст. АН СССР (в печати). Бюлл. Моск. общ. исп. прир. (в печати).—23. Липина, Тр. Лабор. изуч. генез. сапропеля, 1, 1939.—24. Мейер, Раб. Окской биол. ст., IV. 1926.—25. Мессинева, Микробиол., т. IX, 1940.—26. Месяцев, Изв. АН СССР, биол. сер., 1937.—27. Муравейский, Зоол. журн., тт. XV и XVI, 1936, 1937.—28. Неизвестнова (Neiswestnova), Arch. Hydrob., Bd. 28. 1935; Изв. АН СССР, биол. сер., 1937.—29. Никитинский. Тр. Инст. водоснабж., 1930.—30. Омелянский, Изв. Сапроп. комит., 2, 1925.—31. Панкратова, Тр. Лабор. изуч. генез. сапропеля, 1, 1939,—32. Панкратова и Стальмакова, Реф. работ Биол. отдел. АН СССР, 1941.—33. Пельш, Природа, 1935.—34. Перфильев, Русск. гидроб. журн., 1923; Verh. Int. Verein-Limn., IV, 1929; Изв. Гос. гидр. инст., 19, 1927; Основы курортологии, т. I, 1932.—35. Родина, Реф. работ Биол. отдел. АН СССР, 1941.—36. Россолимо, Тр. Лимн. ст. Косино, 14. 1932; т. 17, 1934; т. 21, 1937; т. 22, 1938.—37. Россолимо и Кузнецова, Тр. Лимн. ст. Косино, 17, 1934.—38. Рылов, Изв. АН СССР, биол. сер., 1937; Рефераты работ Биол. отдел. АН СССР.—39. Салимовская-Родина, Микробиол., т.9, 1940.—40. Скадовский, Зоол. журн., т. 12, 1933; Зоол. журн., 16, 1937.—41. Скопинцев, ДАН СССР, т. 26, 1939.—42. Скопинцев и Брук, Микробиол., т. 9, 1940,—43. Сперанская, Тр. Лимн. ст. Косино, т. 20, 1935.—44. Стальмакова, Тр. Лабор. генез. сапроп, в. 1, 1939.—45. Суетов, Тр. Лимн. ст. Косино, т. 22, 1939.—46. Ратчихина, Тр. Лимн. ст. Косино, т. 22, 1939.—47. Францев, Микробиол., т. 1, 1932; Доклад на конфер. ВГСИ, 1941.—48. Черновский; Зоол. журн., т. XVII, 1938.—49. Хартулари, Тр. Лимн. ст. Косино, т. 22, 1939.—50. Хартулари и Кузнецов, Тр. Лимн. ст. Косино, т. 21, 1937.—51. Цееб, Тр. Орл. пединст., т. 1, 1940.—52. Шорыгин, Зоол. журн., т. XVIII, 1939.—53. Штурм, Тр. Лабор. генез. сапроп., в. 1. 1939.—54. Щербаков, Тр. Лимн. ст. Косино, т. 19, 1935; ДАН СССР, т. 30, 1941.—55. Яблонская, Тр. Лимн. ст. Косино, т. 20, 1935;—56. Alm. Verh. Int. Verein Limn., Bd. 2, 1924.—57. Demoll, Arch. Hydrob., Bd. 18, 1927.—58. Gardiner, Ann. appl. Biol., 26, 1939.—59. Mortimer, Fresh water biol., Ass. 6, an report, 1938.—60. Gran and Gardner, Cons. perm. de la mer, 1927.—61. Gran, Acad. Oslo, I Mat-Nat. Kl., 5 and 6, 1926 and 1930.—62. Roberg, Jahr. wiss. Botanik, LXXII, 1930.—63. Schreiber, Wiss. Meeresunt., XVI, 1927.—64. Stroom. Skrift Nors.—65. Videns, AK. Mat-Nat. Kl. 1932.—66. Thienemann, Arch. Hydrob., Bd. XXXII, 1932.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXII 1943 ВЫП. 4

О ЕСТЕСТВЕННОЙ ЗАРАЖЕННОСТИ КЛЕЩЕЙ IXODES — ПЕРЕНОСЧИКОВ КЛЕЩЕВОГО ЭНЦЕФАЛИТА ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫМИ ПАРАЗИТАМИ

Г. С. ПЕРВОМАЙСКИЙ

Кафедра общей биологии и паразитологии Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова (начальник кафедры — акад. Е. Н. Павловский)

В комплексе мер борьбы с иксодовыми клещами известное место может занять использование их естественных врагов — наездников из перепончатокрылых насекомых (сем. Encyrchidae).

Некоторые виды клещей сем. Ixodidae имеют прямое медицинское значение, которое определяется не только тем, что они бывают временными паразитами человека, но также и ролью их как переносчиков вируса ряда тяжелых инфекционных болезней. На территории Советского Союза иксодовые клещи переносят весенне-летний или клещевой энцефалит, клещевой сыпной тиф Сибири, марсельскую сыпнотифозную лихорадку, клещевой тиф Дальнего Востока; некоторые виды клещей сохраняют бактерии туляремии и бациллы чумы.

Ограждение человека от вредного воздействия клещей достигается уничтожением последних на зараженной территории, истреблением грызунов — наиболее массовых хозяев молодых стадий развития клещей — и применением индивидуальных и коллективных способов противоклещевой профилактики.

Особое место занимает биологический метод борьбы с клещами сем. Ixodidae. Будучи впервые применен в США, а затем и в СССР [1], этот метод пока не вышел за пределы отдельных полевых экспериментов, результаты которых не подвергались достаточно тщательному анализу.

За время наших работ в очаге клещевого энцефалита мы попытались выяснить естественную зараженность клещей таежной фауны перепончатокрылыми паразитами, пролив тем самым некоторый свет на перспективы биологического метода борьбы. Известно, что самки наездников, прокалывая яйцекладом хитиновые покровы личинок и нимф клещей, откладывают в глубину их тела свои яйца. Из яиц выходят личинки, питающиеся за счет внутренних органов клещей. В теле нимф личинки превращаются в куколки, а затем в imago. Окрылившиеся наездники проделывают в задней части брюшка нимф ходы и вылетают на свободу. В результате паразитирования нимфы погибают; от них остаются пожелтевшие и истонченные хитиновые покровы.

Методика нашей работы состояла в сборах личинок и нимф клещей, добытых с диких животных, в докармливании на лабораторных животных голодных экземпляров и в дальнейшем наблюдении над материалом, помещенным в увлажненные пробирки. За полтора месяца

[1] В СССР обнаружен только один вид перепончатокрылых паразитов Hunterellus hookeri How., развивающийся в теле иксодовых клещей.

работы (с 15 июня по 1 августа 1941 г.) добыто 650 диких животных, с которых собрано около 20 тыс. личинок и нимф клещей. Нам удалось проследить судьбу клещей, удаленных с 45 животных, и трех партий нимф, собранных по способу Nuttall' на таежных тропах. Всего под наблюдением находилось 1835 упитанных нимф. Из них 1754 собрано с диких животных и 81 — в природе. В видовом отношении материал распределялся так: 1329 нимф приходилось на Ixodes persulcatus P. Sch. и 506 — на род Haemaphysalis (H. japonica Nutt. et Warb. H. concinna Koch.). Из 45 добытых животных 21 составляли бурундуки (Eutamias asiaticus orientalis), 12 — белки (Sciurus vulgaris), 9 — ежи (Erinaceus amurensis), 2 — рябчики (Tetrastes bonasia), 1 — заяц (Lepus timidus gischiganus). Первый вылет шести наездников Hunterellus hookeri How. из упитанной нимфы H. japonica относился к 8 августа. В последующие дни августа и сентября происходил массовый вылет паразитов того же вида из нимф, зараженных в естественных условиях. Последние вылеты насекомых зарегистрированы 10 октября. Температура воздуха в комнате, где находились нимфы, в августе держалась на уровне 20—24°, в сентябре 18—22°, а в первую декаду октября 14—16°.

При температуре 14—18° наездники жили в пробирках от 6 до 12 дней. В течение этого периода самки обладали способностью заражать подсаженных личинок и нимф клещей.

В табл. 1 приводятся сводные данные по обработанным материалам.

Таблица 1

Естественная зараженность клещей паразитами

Название животных	Общее количество животных	Собрано нимф: Ixodes persulcatus	Собрано нимф: Haemaphysalis	Собрано нимф: всего	Зараженных нимф: Ixodes persulcatus	Зараженных нимф: Haemaphysalis	Зараженных нимф: всего	Общее количество наездников	% зараженных нимф
Eutamias asiat. orient.	21	580	245	825	40	41	81	461	9,8
Sciurus vulgaris	12	451	114	565	41	18	59	427	10,4
Erinaceus amurensis	9	184	103	287	10	27	37	264	12,9
Tetrastes bonasia	2	54	11	66	1	5	6	68	9,2
Lepus timidus gischiganus	1	7	5	12	1	—	1	8	8,3
Итого	45	1 276	478	1 754	93	91	184	1 228	10,5
Сборы на таежных тропах	—	53	28	81	1	—	1	3	—

Выводы

1. В Уссурийской тайге Приморского края обнаружен только один вид перепончатокрылых паразитов клещей, а именно Hunterellus hookeri How.

2. Явление естественной зараженности клещей Ixodes persulcatus и Haemaphysalis в природном очаге клещевого энцефалита носит массовый характер. Из 1754 нимф, собранных с диких животных, зараженными оказались 184 экз., что составляет 10,5% к общим сборам. Среди 1276 нимф I. persulcatus зараженных паразитами было 7,2%, а среди 478 нимф рода Haemaphysalis — 19,0%.

3. Из партии нимф в 81 экз., собранных непосредственно на таежных тропах, удалось получить паразитов из нимфы Ixodes persulcatus.

4. Учитывая эффективность явления паразитизма наездников в снижении количества клещей в природе, необходимо провести специальный опыт борьбы с клещами, используя биологический метод.

ON THE INFESTATION OF IXODES PERSULCATUS BY HUNTERELLUS HOOKERI HOW. (HYMENOPTERA)

by G. S. PERVOMAISKY

SUMMARY

In the Ussurijsky taiga of the Primorsky region only one species of tick parasites, namely Hunterellus hookeri How., was observed in mass quantities. Among 1754 nymphs of Ixodes persulcatus gathered on wild animals, 184 or 10.5 per cent were infected by parasites. Among 1276 nymphs of I. persulcatus 7.2 per cent were infected, and among 478 nymphs of the genus Haemaphysalis—19.0 per cent. In a lot of 81 nymphs gathered directly on the forest pathes, parasites were obtained from those of I. persulcatus.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXII 1943 ВЫП. 4

К СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭКОЛОГИИ КРОВОСОСУЩИХ ДВУКРЫЛЫХ

1. ДВОЯКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЗОБА В ВОДНОМ БАЛАНСЕ КОМАРОВ

З. М. ДЕНИСОВА (Алма-Ата)

Из Украинского института малярии и медицинской паразитологии

1. Постановка вопроса

Зоб двукрылых представляет обычно непарный мешковидный придаток пищевода, соединенный с этим последним более или менее длинным горлом. Назначение зоба кровососущих комаров (Culicidae) было впервые правильно истолковано Фаллерони (1926); подробнее работа зоба была изучена Долматовой (1940). Как показал Фаллерони, кровь, высасываемая комаром при проколе кожи, попадает прямо в его желудок, тогда как свободные жидкости, всасываемые без втыкания хоботка, попадают в зоб. В естественной обстановке в зоб попадают либо вода, либо сладкие растительные соки. Частое наличие глюкозы в содержимом зоба пойманных на воле самок Anopheles maculipennis было установлено аспирантом Центрального института малярии Е. Н. Нельзиной (in litt.).

Тому же правилу Фаллерони подчиняются, повидимому, и все остальные кровососущие двукрылые, сохранившие способность пить свободные жидкости [Tabanidae (Олсуфьев, 1940), Phlebotomus (Долматова, 1942), Stomoxys (Кузина, 1942)]. У всех этих форм жидкость, попавшая в зоб, перекачивается оттуда медленно и постепенно в желудок, где она быстро всасывается. В самом зобе ни малейшего всасывания не происходит (McGregor, 1930; Долматова, 1940; Ягужинская, in litt.). Медленная и постепенная подача воды из зоба в желудок имеет для комара большое значение. Для громадного большинства периодически питающихся кровососов очень характерна чрезвычайная быстрота всасывания жидкостей, поступивших в желудок, и столь же быстрое выведение избытка жидкости из полости тела наружу при помощи мальпигиевых сосудов (насекомые), коксальных желез (клещи), нефридиев (пиявки) и вообще эмункториев. Эта особенность связана с огромными количествами крови, которые принимают все периодически питающиеся кровососы, и с необходимостью как можно скорее облегчить свое тело от избытка воды, находящейся в крови (Беклемишев, 1940).

Между тем комары в обычных условиях своей жизни непрерывно испаряют воду, и того ее количества, которое остается в теле комара после удаления избытка жидкости, очень часто не хватает ему на период переваривания крови (тянущийся при наиболее благоприятных температурах двое суток). При значительном дефиците влаги в атмосфере этой воды едва хватает на сутки, и комар бывает вынужден пополнять убыль воды питьем (данные Беклемишева и Детиновой (1940) для Anopheles superpictus в Туркмении). Но лететь на водопой в большинстве случаев комар может только ночью. Таким образом, выпитой ночью воды должно

хватить по меньшей мере до следующей ночи. Если бы вода попадала прямо в желудок, она всасывалась бы и выводилась наружу так же быстро, как и вода, содержащаяся в крови. Зоб с его непроницаемой для воды стенкой и медленная перекачка из зоба в желудок являются приспособлениями, обеспечивающими экономное использование выпитой воды. Экономная трата выпитой воды не менее, чем комарам, необходима и слепням, летающим на водопой на далекие расстояния, а также и другим двукрылым, обладающим двойственным питанием.

Однако экономным расходованием воды экологическое значение зоба комаров не ограничивается,— возможно, что он имеет для них и другое жизненно важное значение. На такое предположение наталкивают опыты Lester and Lloyd (1928) над мухой це-це (Glossina). Мухи це-це питаются исключительно кровью: они полностью утратили способность пить свободные жидкости и в том числе воду.

Кровь при сосании поступает частично в зоб и тотчас полностью перекачивается в желудок. Если путем обмана, через перепонку напоить муху це-це вместо крови теплой водой, она падает мертвая. Дело в том, что в желудке мухи це-це всасывание происходит с такой же быстротой, как и у других периодически питающихся кровососов, и при заполнении его водой последняя в громадном количестве поступает в полость тела и вызывает резкое разбавление гемолимфы, некроз органов и смерть.

Можно предположить, что тот же результат получился бы и при быстром поступлении большого количества воды в полость тела комара и комар погиб бы от разжижения гемолимфы. Если бы это действительно было так, то в обычной жизни от этой опасности его спасли бы: поступление проглатываемой воды исключительно в зоб, непроницаемость стенок зоба и медленная перекачка воды из зоба в желудок. Эти приспособления не только гарантировали бы экономное использование выпитой воды, но и обеспечили бы самую возможность безопасно пить воду и гипотонические растворы. Можно было бы сказать, что только особенности функционирования зоба и допускают самое существование двойственного питания — за счет крови и свободных жидкостей — в той форме, в которой оно встречается у ряда двукрылых. Заметим, между прочим, что за пределами отряда двукрылых подобный тип питания вообще не известен.

2. Методика опытов

Для проверки предположения о гибельности для комара большого количества воды, быстро поступающей в полость тела, мы прибегли к методике инъекции. Инъекция жидкостей в полость тела комара до сих пор, насколько нам известно, никем не применялась. Операция эта, ввиду малых размеров и нежности объекта, представляет известные трудности, которые удалось, однако, преодолеть.

Инъекция производилась шприцем с тонкой платиновой иглой. Предварительно комара усыпляли серным эфиром. Игла вводилась в плевру 6—7-го сегмента и направлялась вперед, параллельно плевральной стенке брюшка или косо назад, чтобы не повредить кишечника. Для опыта служили голодные, молодые (стадия 1 по шкале Перри) самки Anopheles maculipennis, взятые из однодневного убежища (о типах убежищ см. Шипицына, 1934), т. е. материал, насколько возможно, однородный. Вводились две жидкости — aqua bidestillata и раствор Рингера. Всех комаров до инъекции и тотчас после нее взвешивали на микроаналитических весах; разность в весе принималась за количество введенной жидкости. Количество попавшей в брюшко жидкости было самое различное: оно превосходило вес комара, равнялось ему или составляло дробную часть его веса (от $^1/_2$ до $^1/_{10}$ и меньше). Средний вес самок до инъекции равнялся 3,9 мг, крайние варианты — 2,0 мг и 6,1 мг (на 169 особей). Максимальный вес инъицированной жидкости составлял

5,1 мг. При неудачных инъекциях жидкость в полость тела совсем не попадала, комар получал только прокол плевры. Такие комары использовались для сравнения с инъицированными. В качестве второго контроля служили неповрежденные комары.

Подопытных комаров помещали в индивидуальные пробирки с ватным тампоном. Возможности пить воду им не предоставлялось. Средняя температура помещения была 23,6°, средняя величина дефицита влажности — 8,9 мм.

Всех подопытных и контрольных комаров ежедневно взвешивали на микроаналитических весах для определения постепенного уменьшения их веса. Удалось проследить 104 самки, инъицированные aqua bidestillata, 65 самок, инъицированных раствором Рингера, 13 самок со стенкой брюшка, проколотой иглой, и 53 — контрольных, неповрежденных.

После инъекции некоторые комары, едва выйдя из наркоза, умирали; другие быстро приходили в себя, вставали на ноги и даже взлетали. Эти комары чувствовали себя бодро в течение первого дня, а некоторые ползали до 3-го и 4-го дня. Различий в симптомах наступления гибели комаров при введении им разных жидкостей и у контрольных мы не наблюдали.

3. Результаты опытов

Для решения вопроса о возможности гибели комаров от разбавления гемолимфы основное значение имеет рассмотрение смертности в первый день опыта. Действительно, смерть от разбавлений гемолимфы должна наступить немедленно, как у мухи це-це. Если животное сразу не погибло и внутренние органы его сохранили способность функционировать, начинается выделение воды мальпигиевыми сосудами, и нормальное осмотическое давление гемолимфы быстро восстанавливается. Таким образом, смертность в последующие дни мы не считаем возможным приписывать осмотическому действию инъицированной воды. Поэтому рассмотрим сначала смертность комаров в первый день опыта.

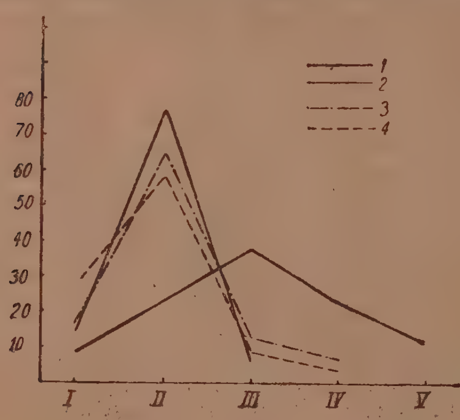


Рис. 1. Смертность среди инъицированных и контрольных комаров, выраженная в проценте от первоначального числа комаров каждой категории. По горизонтали — дни после начала опыта.

1 — контрольные (неповрежденные) комары; *2* — получившие только прокол; *3* — получившие раствор Рингера; *4* — получившие дестиллированную воду

Наименьшей она оказывается, как и следовало ожидать, среди контрольных (неподвижных) комаров. Из них в первый день погибает всего 7,6%. Несколько бо̀льшая, и притом почти одинаковая смертность наблюдается среди проколотых (15,3%) и среди получивших раствор Рингера (16,9%) комаров; наибольшая — среди получивших дестиллированную воду. Однако и среди этих последних смертность в первый день составляет всего 28,3%.

Повышенная смертность среди комаров, проколотых и получивших раствор Рингера (по сравнению с контрольными), очевидно, объясняется нанесенной тем и другим травмой.

Комары, получившие раствор Рингера, гибнут в первый день в несколько большем проценте, нежели просто проколотые, однако разница лежит в пределах статистической погрешности материала. Можно было бы, тем не менее, думать, что она зависит от добавочного травмирования механическим действием введенной жидкости, но тогда наибольшая смертность должна была бы быть среди тех

комаров, которые получили наибольшее количество рингеровского раствора; однако, как видно из рис. 2, этого в действительности нет. Таким образом, предположение о добавочной травматизации комара механическим действием вводимой жидкости полностью отпадает.

Смертность среди комаров, получивших дестиллированную воду, по сравнению с рингеровским раствором еще больше, но сама по себе все же не велика. Если повышенная смертность этой категории комаров вызвана осмотическим действием воды, она должна быть

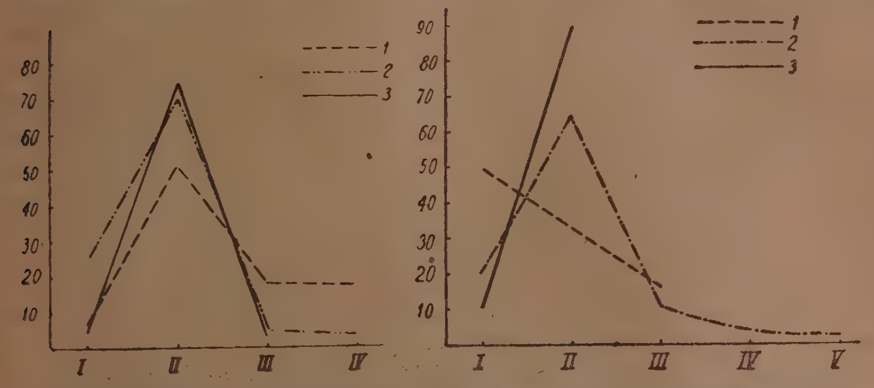


Рис. 2. Смертность среди комаров, инъицированных различными дозами раствора Рингера. Кривые построены так же, как и на предыдущем рисунке.

1 — комары, получившие количество раствора, превышающее $^1/_2$ веса их тела; 2 — получившие количество, равное $^1/_4$—$^1/_2$ веса тела; 3 — получившие меньше $^1/_4$ веса тела

Рис. 3. Смертность среди комаров, инъицированных различными дозами дестиллированной воды. Кривые построены как на предыдущих рисунках.

1 — комары, получившие количество воды, превышающее $^1/_2$ веса тела, 2 — получившие $^1/_8$—$^1/_2$ веса тела; 3—получившие менее $^1/_8$ веса тела

наиболее выражена среди особей, получивших максимальное количество воды. И действительно, из числа особей, получивших количество воды, превышающее половину веса их тела, в первый день погибло 50% (рис. 3). Ранняя смертность среди этой категории особей много больше, чем среди любой другой в наших опытах. Наоборот, среди комаров, получивших меньшие количества воды, ранняя смертность в среднем лишь немногим больше, чем среди комаров, получивших рингеровский раствор или простой укол.

Мы видели, что ранняя смертность среди комаров, получивших рингеровский раствор или укол, составляет около 15%, среди контрольных — 8%. Если и в отношении комаров, получивших большое количество дестиллированной воды, принять те же проценты естественной смертности и смертности от травмы, то на долю осмотического действия воды придется смертность в 35% от числа бывших в опыте. Таким образом, опасность быстрого поступления в полость тела большого количества воды несомненна; но, с другой стороны, мы видели, что Anopheles maculipennis по отношению к разбавлению гемолимфы значительно устойчивее, нежели Glossina. От чего может зависеть его относительная устойчивость? Из опытов Виноградской (1936) известно, что осмотическое давление гемолимфы Anopheles maculipennis и в нормальной жизни комара колеблется в широких пределах: в летнее время от $\Delta = -0{,}6°$ до $\Delta = -1{,}42°$, зимой — до $\Delta = 2{,}6°$, т. е. максимальная наблюдаемая концентрация в несколько раз больше минимальной. Если часть комаров к моменту инъекции обладала максимальной концентрацией гемолимфы, то введение даже значительного количества воды могло оказаться недостаточным, чтобы вызвать смертельное разбав-

ление гемолимфы. И наоборот, если к моменту инъекции комар обладал низкой концентрацией гемолимфы, введение большой дозы воды вызывало дальнейшее снижение концентрации, в ряде случаев оказывавшееся смертельным. Комары, взятые с дневки, по осмотическому давлению своей гемолимфы представляют довольно пеструю картину (Виноградская, 1936); в соответствии с этим и смертность среди комаров, получивших большие инъекции воды, также охватывает лишь часть особей. Отсюда вполне понятно, что инъекция малых доз воды вообще не вызывает осмотической смерти; вызываемое этим путем снижение осмотического давления при сравнительной резистентности комаров по отношению к колебаниям концентрации гемолимфы оказывается безвредным. Заметим, что количества воды, иногда оказывающиеся при инъекции смертельными, с экологической точки зрения не непомерно велики, так как подобные дозы комар вполне способен и выпить.

Смертность в последующие дни опыта, начиная со второго дня, уже не связана с разбавлением гемолимфы. Она вызвана главным образом потерей воды и отчасти травмой. Как видно из рис. 1, контрольные комары обладают наибольшей средней продолжительностью жизни. Среди них кривая распределения смертности во времени почти симметричная, с модой на третьем дне.

Комары, получившие только укол, в первый день ничем не выделяются среди прочих. На второй день они дают максимальную смертность, и последние из них вымирают на третий день. Почти такую же картину дают и те комары, которые получили инъекцию очень малой ($^1/_4$ веса тела или меньше) дозы воды (рис. 3) или рингеровского раствора (рис. 2). Эти категории комаров также дают очень небольшую гибель на первый день и нацело или почти нацело вымирают на второй.

Комары, получившие инъекцию рингеровского раствора, представляют весьма простую и ясную закономерность: чем больше введено раствора, тем больше средняя продолжительность жизни, тем выше процент комаров, доживающих до третьего и четвертого дней опыта.

Комары, получившие инъекции воды, дают более сложную картину. Если итти от минимальных дозировок к более значительным, выживаемость сначала увеличивается, как и при инъекциях рингеровского раствора. Максимальное доживание до четвертого дня опыта наблюдается при инъекции количества воды, равного $^1/_3$—$^1/_4$ веса тела. При дозе в $^1/_2$—$^1/_3$ веса тела процент особей, доживших до четвертого дня, лишь немногим меньше. Из комаров, получивших максимальные дозы ($^1/_2$ веса тела и выше), половина, как мы видели, умирает в первый день, и до четвертого дня не дожил ни один, но на третий день их было еще относительно много.

Таким образом, в общем можно сказать, что комары, получившие рингеровский раствор, живут дольше просто проколотых, и тем дольше, чем больше раствора они получили; то же самое было бы справедливо для комаров, инъицированных водой, если бы не замешивалось вредное воздействие слишком сильного разбавления гемолимфы, имеющее место при максимальных дозах воды.

Очевидное объяснение этих фактов лежит в том, что вымирание комаров в таких опытах при высокой температуре и значительном дефиците влаги идет под влиянием высыхания и что высыхание замедляется при наличии инъицированной воды.

Этот вывод подтверждается результатами взвешиваний комаров. Все комары, бывшие в опыте, теряли воду и уменьшались в весе. Быстрое снижение веса у инъицированных комаров обусловлено, с одной стороны, испарением, а с другой — выделением воды через мальпигиевы сосуды. Вода начинала выделяться через анальное

отверстие быстро: через 10 минут после инъекции выделение шло полным ходом. Один комар выбрызгивал воду каплями. Больше всего выделяли комары, получившие большие дозы рингеровского раствора.

Две трети комаров (как среди получивших воду, так и среди получивших рингер) теряют всю полученную жидкость в первый же день и со второго дня начинают терять свой первоначальный запас воды. Как видно из наших взвешиваний, только среди комаров, получивших максимальные инъекции, имеются особи, не истратившие к концу первого дня инъицированную воду и не начавшие еще тратить собственные запасы; при этом чем больше полученная доза, тем больше процент таких особей. Единичные особи, еще не полностью истратившие инъицированную воду, выживают на второй и даже на третий день. Остальные к этому времени уже тратят собственные запасы воды и гибнут. Гибель наступает большей частью к тому времени, когда потеря воды достигает 30—40% от первоначального веса комара (см. табл.).

Таким образом, бо̀льшая выживаемость комаров, получивших бо̀льшие дозы жидкости, вполне понятна. Они получили запас воды, предохраняющий их на некоторое время от высыхания. Однако тратят они этот запас весьма расточительно: при больших дозировках большая часть воды сразу выводится наружу мальпигиевыми сосудами, и вы-

Таблица

Сравнение убыли собственного веса комаров в случаях с инъекцией и без нее, при одном проколе иглой (в процентах к собственному весу)

Время выдержки комаров после инъекции и время наблюдения	Название инъицированной жидкости	Потеря собственного веса комарами при разных количествах инъицированной жидкости, когда инъицированная жидкость равна											Среднее арифметическое для инъицирован.	Комары с проколом иглой, без инъицированной жидкости
		весу тела или больше его	весу тела или 1/2 его	1/2—1/3	1/3—1/4	1/4—1/5	1/5—1/6	1/6—1/7	1/7—1/8	1/8—1/9	1/9—1/10	1/10 веса тела и меньше		
1-й день (1—10 час.)	Дест. вода,	—	9,4	2,7	10,5	10,6	12,0	6,0	12,5	18,5	11,0	10,0	10,7	17,6
	раствор Рингера	—	10,4	13,2	14,5	14,0	25,3	18,0	—	7,5	—	19,3	15,0	18,8
2-й день (20—35 час.)	То же	—	—	24,3	14,5	37,3	25,7	8,5	31,0	39,5	—	—	26,3	—
		14,0	25,5	24,7	20,5	38,0	—	—	—	—	—	—	27	—
3-й день (45—57 час.)	»	—	11,1	13,0	27,3	—	—	—	—	—	—	—	23,0	—
		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4-й день (70—80 час.)	»	—	—	31,4	31,3	—	—	—	—	—	—	—	31,4	—
		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

живаемость далеко не пропорциональна введенной дозе жидкости. На этом примере еще раз можно оценить роль зоба в экономном использовании воды.

4. Выводы

1. Малярийный комар, в нормальной своей жизни периодически принимающий большие дозы жидкости и в промежутках интенсивно теряющий воду, обладает, как показала Виноградская, неустойчивым осмотическим давлением внутренней среды и потому хорошо выносит значительные колебания концентрации гемолимфы также и в эксперименте. Таким образом, быстрое введение в полость тела небольших доз (не свыше $^{1}/_{2}$ веса тела) дестиллированной воды не приносит ему вреда. Введение более крупных доз (не превышающих, однако, количества воды, выпиваемой комаром) нередко оказывается смертельно опасным,— вероятно в тех случаях, когда концентрация гемолимфы и без того была довольно низка.

2. Жидкость, введенная парэнтерально (или, что существеннее, вообще помимо зоба), расходуется комаром чрезвычайно расточительно: весь избыток ее немедленно выводится наружу при помощи мальпигиевых сосудов и лишь в ограниченной степени используется на покрытие расходов по нормальному водному балансу. В этом отношении судьба инъицированной воды вполне сходна с судьбой воды выпитой крови, которая также, минуя зоб, поступает прямо в желудок и оттуда — в полость тела.

3. Таким образом зоб, с его непроницаемой для воды стенкой и лишь медленной перекачкой его содержимого в желудок, является приспособлением, которое, во-первых, обеспечивает экономное использование выпитой воды и других гипотонических жидкостей и, во-вторых, защищает внутреннюю среду животного от чрезмерных колебаний концентрации, не только нежелательных, но и опасных.

В итоге, деятельность зоба позволяет кровососущим двукрылым совместить необычайно быстрое всасывание жидкости стенками желудка, свойственное всем периодически питающимся гематофагам, с возможностью дополнительного приема гипотонических растворов — воды и растительных соков. Другими словами, зоб обеспечивает возможность того двойственного питания, которое столь характерно для жизненной схемы кровососущих двукрылых (Беклемишев, 1942) и утеряно лишь наиболее специализированными из них — мухой це-це и Puppipara.

В заключение приношу глубокую благодарность проф. В. Н. Беклемишеву за руководство и ценные указания по теме и Г. П. Мандрыке — за помощь в работе.

Литература

1. Беклемишев В. Н., Гонотрофический ритм как один из основных принципов биологии малярийного комара. Вопр. физиол. и экол. маляр. комара, вып. 1, 1940.— 2. Беклемишев В. Н., О сравнительном изучении жизненных схем кровососущих двукрылых. Мед. паразитол., XI, 3, 1942.— 3. Беклемишев В. Н. и Детинова Т. С., Физиологический цикл мальпигиевых сосудов у самок Anopheles superpictus Grassi. Вопр. физиол. и экол. маляр. комара, вып. I, 1940.— 4. Долматова А. В., Перистальтика пищеварительного тракта у самок Anopheles maculipennis. Там же.— 5. Долматова А. В., Перистальтика пищеварительного тракта у Phlebotomus, Зоол. журн., in litt., 1942.— 6. Кузина О. С., О гонотрофических взаимоотношениях у жигалок (Stomoxys calcitrans L. и Haematobia stimulans L.). Мед. паразитол., XI, 3, 1942.— 7. Олсуфьев Н. Г., Двойственный характер питания и половой цикл у самок слепней. Зоол. журн., XIX, 3, 1940.— 8. Шипицына Н. К., Дневные убежища A. maculipennis в Прикаспийской низменности Дагестана. Мед. паразитол., III, 6, 1934.— 9. Falleroni D., Note sulla biologia del'Anopheles maculipennis, Rivista di Malariologia, V, 4, 1926. — 10. Mc Gregor M. E., The artificial feeding of mosquitoes by a new method

which demonstrates certain functions of the diverticula. Trans. R. Soc. Trop. Medicine and Hyg., XXIII, 4, 1930.— 11. Lester, U. M. O. and Lloyd L. L., Notes on the process of digestion in tse-tse flies. «Bulletin entomol. research», XIX, 1928.— 12. Winogradskaja O. N., Osmotischer Druck der Hämolymphe bei Anopheles maculipennis messeae Fall. Zeitschr. Parasitenkunde, VIII, 6, 1936.

ON THE COMPARATIVE ECOLOGY OF BLOOD-SUCKING DIPTERA.
1. THE RÔLE OF THE CROP

By Z. M. DENISOVA

SUMMARY

Experiments carried out by the author show that the injection of small quantities of distilled water not exceeding 50% of the body weight, into the body cavity of Anopheles has no harmfull effect.

A greater amount of water injected determines an osmotic shock in most individuals.

The water introduced into the body cavity as well as taken into the mid-intestine is wasted at an extremely rapid rate.

The crop having a water-impermeable wall as represents a valuable adaptation which control the wastage of the consumed water and the variation of the blood concentration.

The crop function determines therefore the ability in blood-sucking Diptera of a consumption of hypotonic solutions, namely of water and of plant juices, notwithstanding the rapid absorbtion of fluids through the mid-intestine wall. These double nutrition is typical for all blood-sucking Diptera (Beklemishev, 1942) and is lost only in such spezialized forms as Glossine and the Puppipara.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXII 1943 ВЫП. 4

О КАСПИЙСКИХ И ЧЕРНОМОРСКИХ СЕЛЬДЕВЫХ ИЗ РОДА CASPIALOSA И CLUPEONELLA И ОБ УСЛОВИЯХ ИХ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ[1]

А. Н. СВЕТОВИДОВ

Зоологический институт Академии Наук СССР

При сопоставлении состава фауны сельдевых Каспийского, Черного и Азовского морей обращает на себя внимание несколько особенностей. Первая из них заключается в том, что в Черном море, помимо общих с каспийскими родами Caspialosa и Clupeonella, имеются и еще четыре рода сельдевых (Spratella, Sardina, Sardinella и Alosa), распространенных, кроме Черного моря, в Средиземном море и в Атлантическом океане, а некоторые еще более широко — в Индийском и Тихом океанах. Эта особенность черноморских сельдевых, свойственная, как известно, вообще фауне Черного моря и обусловленная инвазией в это море средиземноморской фауны после прорыва Босфора, общеизвестна, и подробнее на ее рассмотрении останавливаться здесь мы не станем. Вторая особенность, заслуживающая большего внимания, но на которую до сего времени внимания обращено не было, состоит в том, что общие обоим морям роды Caspialosa и Clupeonella в Каспийском море как в видовом отношении, так и в смысле количества более низких таксономически форм (подвидов) представлены значительно более богато, чем в Черном и Азовском морях. В Каспийском море, по последней сводке Л. С. Берга по пресноводным рыбам СССР, сельди из рода Caspialosa представлены восемью видами (C. brashnikovi, C. curensis, C. saposhnikovi, C. sphaerocephala, C. suvorovi, C. kessleri, C. volgensis, C. caspia), причем C. brashnikovi представлен здесь восемью формами, C. volgensis — тремя (типичной C. volgensis bergi и C. volgensis imitans Berg = C. volgensis kisselewitshi Meissn.) и C. caspia — пятью. В Черном море из рода Caspialosa имеется по тем же данным четыре вида [C. maeotica, C. pontica, C. nordmanni и C. tanaica, распадающийся на две формы — типичную и C. tanaica palaeostomi, причем, по исследованиям А. А. Майоровой (1939, стр. 29), C. nordmanni является точно так же формой C. tanaica]. Первый из черноморско-азовских видов соответствует морфологически и биологически — из каспийских морских, непроходных сельдей — бражниковской сельди (C. brashnikovi), второй — проходным (C. kessleri, C. volgensis, C. volgensis bergi), последний — каспийскому пузанку (C. caspia). Род Clupeonella представлен тремя видами (Cl. grimmi, Cl. engrauliformis и Cl. delicatula) в Каспий-

---

[1] Статья является предварительным сообщением из некоторых разделов вводной и специальной частей подготовляемой автором монографии по сельдевым для издания «Фауна СССР», окончание которой по условиям переживаемого времени затягивается. Ввиду интереса, проявляемого рядом лиц — сотрудников Всесоюзного научного института рыбного хозяйства и океанографии и его станций к результатам обработки каспийско-черноморских сельдей, автор считает целесообразным опубликование некоторых из его выводов.

ском море и одним — тем же, что и в Каспийском море (Cl. delicatula[1]) — в Черном море. При этом необходимо отметить, что богатство сельдевых обоих этих родов в Каспийском море обусловлено главным образом преобладанием морских непроходных видов и подвидов. В Каспийском море нет ни одного проходного или полупроходного вида сельдевых, который не был бы представлен в Черном и Азовском морях соответствующим близким морфологически и биологически, в то время как среди морских, непроходных видов есть два вида из рода Clupeonella (Cl. grimmi и Cl. engrauliformis) и два-три из рода Caspialosa (C. saposhnikovi, C. sphaerocephala и отчасти C. curensis[2]), близких или подобных которым в Черном море нет. Подвидами в Каспийском море особенно богат также морской, непроходной вид C. brashnikovi, представленный здесь восемью формами против одной формы этого вида, соответствующего черноморско-азовскому виду (C. maeotica), в то время как преобладание количеств подвидов проходных и полупроходных сельдей здесь не так велико, о чем подробнее еще будет сказано ниже.

Заслуживает внимания также и то, что каспийские виды C. caspia и C. brashnikovi являются более морскими рыбами, чем соответствующие им черноморско-азовские. Среди форм C. caspia есть такие, которые мечут икру в море (C. caspia salina) или в опресненном предустьевом пространстве (C. caspia caspia), в то время как все формы соответствующего им черноморско-азовского вида C. tanaica мечут икру только в пресной воде, заходя в реки, озера и лиманы. Все формы C. brashnikovi избегают пресной воды и размножаются только в море, между тем как соответствующий этому виду черноморско-азовский C. maeotica заходит в совершенно опресненные участки Таганрогского залива и в нижнюю часть дельты Дона. Имеются указания и на нерест C. maeotica в почти пресной воде.

Необходимо отметить и другую особенность каспийских сельдевых обоих рассматриваемых родов, именно их значительно бо́льшие размеры по сравнению с черноморско-азовскими. Cl. delicatula в Каспийском море достигает в длину до 14 см, средние размеры ее около 9—10 см, в то время как в Азовском не превышают 9 см, в среднем около 7 см. Формы C. brashnikovi достигают размеров почти 50 см, в среднем около 30 см, между тем как наибольшие размеры соответствующего этому виду черноморско-азовского C. maeotica не превышает 31 см. Наиболее крупная из каспийских проходных сельдей, C. kessleri, достигает в длину 50 см, в половозрелом состоянии во время хода в реку основная масса имеет длину от 36 до 44 см. Более мелкая волжская сельдь, C. volgensis, достигает в длину 40 см, во время хода в реке длина ее в среднем равна 31 см. Самая мелкая из каспийских проходных сельдей, C. volgensis bergi, имеет длину до 31 см, в то время как черноморско-азовская проходная сельдь (C. pontica) имеет наибольшую длину в Дону лишь до 30 см, в Днепре до 39 см. Формы каспийского пузанка (C. caspia) точно так же значительно крупнее форм соответствующего черноморско-азовского вида (C. tanaica); первые достигают в длину 28 см, средние размеры их около 18—21 см, в то время как последние не превышают в длину 22 см, средние размеры их около 15 см.

Богатство каспийских сельдевых рассматриваемых двух родов, их гигантизм по сравнению с черноморско-азовскими и отмеченные выше биологические особенности обусловлены различиями в условиях развития и формообразования сельдевых как в Каспийском, Черном и Азовском морях, так и в тех морях, которые предшество-

[1] Четвертый вид рода Clupeonella (Cl. abrau) живет в пресноводном озере Абрау.

[2] О C. suvorovi будет сказано ниже.

вали им. Поэтому для рассмотрения условий развития и формообразования каспийских и черноморско-азовских сельдевых рассматриваемых двух родов и выяснения причин такого резкого различия в составе их, размерах и биологических особенностях необходимо обратиться к истории развития этих морей, так как история развития фауны, по вполне справедливому замечанию В. П. Колесникова (1940, стр. 6), не должна быть оторвана от истории развития бассейна, в котором она обитает.

Понто-каспийский морской бассейн, как известно, претерпел сложную геологическую историю. В начале мелового периода, когда появились лишь первые представители сельдевых (в ископаемом состоянии они известны с нижнего мела, см. об этом Берг, 1940, стр. 223) и ранее, в триасе, из отложений которого известны другие семейства отряда Clupeiformes (сем. Leptolepidae известно начиная с триаса до среднего мела, см. Woodward, 1895, стр. 500—513), на месте современных Каспийского, Азовского и Черного морей находилось море Тетис, продолжавшееся и далее на запад и на юг, на месте современного Средиземного моря, средней и южной Европы и средней части Атлантического океана (см. Arldt, 1919, табл. 46—63). На юго-востоке это море соединялось с Индийским океаном. Фауна Тетиса была очень богатой, по своему составу носила тропический характер и, по общепринятым в настоящее время взглядам (S. Ekman, 1934, p. 359), дала начало современной литоральной фауне тропических морей. Фауна рыб Тетиса в палеоцене, эоцене и олигоцене была тропической (Leriche, 1902, p. 1; 1905, p. 49; 1906, p. 1; 1910, p. 229). Сельдевые известны в ископаемом состоянии из области Тетиса как в неогеновых, так и в палеогеновых отложениях (Woodward, 1901, p. 146).

С середины третичного периода начинается похолодание климата, который в конце миоцена становится почти современным, вследствие чего Тетис теряет свою тропическую фауну. Уже в среднем миоцене климат в области чокракского бассейна был близок к субтропическому — приблизительно таков, как современный Мраморного моря (Жижченко, 1940, стр. 153). Одновременно с этим (к концу миоцена) Тетис сокращается, северо-восточная часть его отделяется, образуя сарматский и ряд других, пришедших ему на смену бассейнов, фауна которых в дальнейшем развивается в значительной степени изолированно, находясь, в отличие от фауны образовавшихся к этому времени Атлантического океана и связанного с ним Средиземного моря, под сильным воздействием периодических опреснений и осолонений.[1] Таким образом, условия развития сельдевых в Атлантическом океане и замкнутых в сарматском море существенно различались. В Атлантическом океане и в связанном с ним — смежным с Черным, Азовским и Каспийским морями — Средиземном море условия существования и эволюции фауны были, повидимому, довольно однообразны: здесь не было значительных и неоднократных изменений солености, при ледниковом похолодании климата теплолюбивые элементы фауны могли отступить южнее. В связи с этим состав фауны Атлантического океана и Средиземного моря с конца неогена и начала четвертичного периода больших изменений не претерпевал. Что касается темпов формообразования, то для сельдей в конечном итоге, в силу непрерывной изменчивости в одном направлении, они оказались более значитель-

[1] Опреснения, бассейны с затрудненным сообщением с нормально соленым бассейном или даже замкнутые бассейны в северо-восточной части Тетиса в меньших размерах были и раньше, в нижнем и среднем миоцене (Жижченко, 1940, стр. 42, 148).

ными, чем для каспийско-черноморских. Сельди из рода Alosa, близкие к каспийско-черноморским проходным сельдям из рода Caspialosa, образовали здесь хорошо обособленные виды (A. alosa и A. fallax; третий вид — A. sapidissima, судя по всему, является только подвидом A. alosa), в то время как соответствующие им каспийско-черноморские, как подробнее будет сказано ниже, являются только подвидами.

Совершенно в иных условиях протекало развитие сельдевых в сарматском и других пришедших на смену ему бассейнах. При первом же опреснении, в сарматском море все стеногалинные, чисто морские сельдевые, наряду с остальной, чисто морской фауной, должны были погибнуть, что отчасти могло иметь место и раньше, в нижне-миоценовом и чокракском бассейнах (Жижченко, 1940, стр. 42, 151). Оставшиеся сельдевые под влиянием дальнейших последовательных осолонений и опреснений в меотическом бассейне, понтическом озере-море и ряде других более мелких морей, сменивших разделившееся на части понтическое озеро-море, должны были частично вымереть, а оставшиеся, повидимому наиболее эвригалинные,— претерпеть ряд изменений, неоднократно приспособляясь к изменяющейся солености и сопутствующим этим изменениям сменам фауны. Каждый раз при изменении солености часть сельдевых должна была вымирать, оставшиеся же — дать вспышку формообразования. При этом необходимо отметить, что формообразование при этих изменениях, повидимому, могло итти отчасти и в обратном направлении, как это имело место при осолонении и опреснении в области Балтийского моря у четырехрогого бычка (Myoxocephalus quadricornis) (Берг, 1916, стр. 1343) и ракообразного Limnocalanus grimaldii (S. Ekman, 1913, p. 335), т. е. солоноватоводные формы, приспособившись к морской воде и фауне и претерпев соответствующие изменения, при повторном опреснении и сопутствующем ему изменении фауны, приспособляясь к новым условиям, могли давать формы, отчасти сходные с формами предыдущих солоноватоводных бассейнов. На возможность подобных обратных изменений у черноморских моллюсков указывает Садовский (1934, стр. 61). Пример подобных обратных изменений в размерах и форме раковины являет также моллюск Planorbis multiformis (Plate, 1920, p. 217). Повидимому, меньшая степень отличий между каспийско-черноморскими проходными сельдями из рода Caspialosa (об этом подробнее будет сказано ниже), чем между атлантическо-средиземноморскими сельдями из рода Alosa, и обусловлена этими особенностями условий формообразования первых.

В ископаемом состоянии из понто-каспийской области сельдевые известны из нижне-, средне- и верхнемиоценовых отложений Апшеронского полуострова, б. Ставропольской губ., окрестностей Орджоникидзе и Бинагадов, Кировского района (Богачев, 1933, стр. 30—37; 1938, стр. 42—52; Жижченко, 1940, стр. 19, 20, 34, 153; Колесников, 1940, стр. 270, 448). Некоторые из ископаемых сельдей достигали довольно крупных размеров (22, 44 см, один образец имеет в длину 58 см (без головы); Богачев, l. c.). Ископаемые виды рода Clupeonella по некоторым, наиболее существенным особенностям более примитивны. чем современные (Световидов, 1941, стр. 806).

Биологические взаимоотношения видов Caspialosa и Clupeonella с другими рыбами как в настоящее время в Каспийском, Черном и Азовском морях, так несомненно и в морях, предшествовавших им в предыдущие эпохи, различны. Пелагическая фауна открытых частей Каспийского моря состоит исключительно из сельдевых, которые (все виды рода Clupeonella и формы Caspialosa caspia) являются здесь и основными потребителями планктона (Бенинг 1938, стр. 33). Других рыб, кроме сельдевых, в галистатической области Каспий-

ского моря в сущности нет[1]. Население открытых частей Черного моря составляют в основном средиземноморские иммигранты как из сельдевых, но из других родов (Sprattella sprattus phalerica, Sardina pilchardus sardina, Sardinella aurita), так и из других семейств (Engraulis encrasicholus, Trachurus trachurus, некоторые виды рода Syngnathus, молодь Mullus barbatus и Odontogadus merlangus euxinus, Scomber scombrus, S. japonicus, Sarda sarda и некоторые другие рыбы; см. об этом Ильин, 1933, стр. 63; Малятский, 1938, стр. 96). В опресненные части Черного и в Азовское море большинство этих видов не заходит. Что касается сельдевых из рода Caspialosa и Clupeonella, то они вместе с остальной реликтовой фауной встречаются в опресненных частях Черного моря и в Азовском море. Тюлька (Clupeonella delicatula) встречается здесь только в Азовском море, в лиманах и в опресненных участках у берегов северо-западной части Черного моря,— Румынии, Болгарии — и в оз. Палеостом. Сельди в зимнее время держатся вдоль берегов Кавказа, у берегов Крыма, но в галистатической области Черного моря не найдены. Летом сельди заходят в опресненные части Черного моря и в Азовское море.

Таким образом, виды рода Clupeonella (Cl. grimmi и Cl. engrauliformis), живущие только в море и притом в открытых его частях, и чисто морские, непроходные виды рода Caspialosa (C. brashnikovi, C. saposhnikovi, C. sphaerocephala), мечущие икру в море, в Черном море не могли получить развития потому, что пелагиаль открытых частей его после прорыва Босфора была заселена более сильными конкурентами, иммигрантами из Средиземного моря. Наоборот, можно полагать, что сельдевые из этих двух родов в настоящую фазу существования Черного моря испытывают в нем сильную депрессию, будучи оттеснены в наиболее опресненные части Черного моря и в Азовское море более жизнедеятельными средиземноморскими иммигрантами. Успешная акклиматизация в Каспийском море кефали (Mugil auratus и M. saliens), креветки Leander adspersus и моллюска Mytilaster lineatus показывает, насколько более высок биотический потенциал у средиземноморских иммигрантов по сравнению с фауной автохтонной (см. об этом Зенкевич и Бирштейн, 1934, стр. 38; 1937, стр. 443). Совершенно иные условия оказались в Каспийском море, которое в средней и, в особенности, в южной части в настоящую фазу его существования представляет почти морской бассейн. В этом бассейне пелагических рыб, кроме сельдевых из родов Caspialosa и Clupeonella, не оказалось, поэтому последние, в особенности морские, непроходные, при отсутствии конкуренции и получили здесь пышный расцвет, причем этот расцвет сопровождается и гигантизмом, появлением которого сопровождался расцвет понтической фауны, например, и в киммерийском бассейне (Колесников, 1940, стр. 930). Несомненно по этой же причине отсутствуют в Атлантическом океане и Средиземном море и морские, непроходные виды рода Alosa. Пелагиаль открытых частей их была всегда заселена, помимо упомянутых для Черного моря рыб, рядом и других. В Атлантическом океане, в частности, таковой является Clupea harengus. Не имея морских, непроходных видов и форм, некоторые виды рода Alosa в бассейне Средиземного моря образовали несколько озерных форм (A. fallax lacustris Fatio — озеро Маджоре, Комо, Лугано; A. fallax gracilis Regan — озеро Гарда), которых у Caspialosa нет.

Расцвет сельдевых рассматриваемых двух родов в Каспийском море сопровождается несомненно и усиленным формообразованием, и ускоренными темпами эволюции, в связи с чем своевременно

[1] Несколько подробнее об этом, а также о некоторых других вопросах экологии и формообразования у сельдевых см. в статье автора (1941, стр. 805—809).

остановиться на сравнении атлантических, каспийских и черноморско-азовских представителей рассматриваемых родов.

Атлантические сельди Alosa alosa и A. fallax морфологически и биологически соответствуют каспийским проходным сельдям — черноспинке (Caspialosa kessleri) и волжской сельди (C. volgensis). A. alosa и C. kessleri — крупные и жирные сельди, заходящие в реки еще с не вполне зрелыми половыми продуктами и подымающиеся для нереста высоко вверх по течению. A. fallax и C. volgensis, менее крупные и жирные сельди, в реки заходят с вполне зрелыми половыми продуктами и высоко вверх не поднимаются (C. volgensis в Волге мечет икру в главной массе ниже Сталинграда, A. fallax в Рейне — в пределах Голландии, между тем как обе первые сельди нерестятся значительно выше). A. alosa и A. fallax резко различаются как внешне, например формой головы, так и количеством жаберных тычинок. Что касается черноспинки и волжской сельди, считаемых также видами, то они различаются значительно меньше и внешне, и строением и числом жаберных тычинок, количество которых у них трансгрессивно. Рыбы, отнесение которых к одной из этих сельдей при просмотре большого количества их затруднительно, встречаются нередко. Это затруднение при определении их еще более усиливается наличием помесей между ними. Описанная в последнее время мелкая форма проходной сельди — сельди Берга (C. volgensis bergi Tanass.) еще более запутывает систематику каспийских проходных сельдей. Принятая при описании за подвид волжской сельди, эта форма по ряду морфологических, физиологических (жировые отложения в полости тела) и биологических особенностей ближе стоит к черноспинке, имея вместе с тем сходство и с волжской сельдью, которая из всех проходных наиболее обособлена. В настоящее время оснований для принятия волжской сельди за самостоятельный вид нет, так как в наиболее важном признаке — количестве и строении жаберных тычинок, точно так же как и в других признаках, резких отличий между волжской и другими проходными сельдями нет. Следовательно, все три формы каспийских проходных сельдей[1] представляют одну генетическую группу, связанную сходством в основных морфологических и биологических (нерест в реках) особенностях, почему их и следует считать за формы одного вида. Таким путем мы выходим и из затруднения при классификации сельди Берга, занимающей промежуточное положение между черноспинкой и волжской сельдью.

Черноморско-азовская проходная сельдь (C. pontica), как показали исследования последних лет, распадается на две формы — крупную и мелкую. Крупная форма в реки входит раньше и с менее зрелыми половыми продуктами, чем мелкая. В настоящее время, благодаря гидростроительству на Днепре и возведению Кочетовской плотины на Дону, трудно сказать, подымается ли крупная форма C. pontica выше вверх по течению, чем мелкая, но в прежние годы на порогах в Днепре ловилась только крупная сельдь (Суворов, 1915, стр. 46).

Как нетрудно видеть, биологически крупная форма C. pontica соответствует каспийской черноспинке, а мелкая — волжской сельди и отчасти сельди Берга. Морфологически ни количеством и строением жаберных тычинок, ни какими-либо другими особенностями обе формы C. pontica не различаются.

Таким образом, степень различия между атлантическими, каспийскими и черноморско-азовскими проходными сельдями различна. Первые являются хорошо разграниченными видами, вторые, менее различающиеся, — подвидами и третьи, различающиеся в сущности

[1] О C. volgensis imitans Berg = C. volgensis kisselewitshi Meissn. см. ниже.

лишь биологически, — более низкими таксономически формами (nationes). Разная степень дивергенции между видами рода Alosa и формами каспийских и черноморско-азовских проходных сельдей из рода Caspialosa наблюдается и в количестве лучей в анальном плавнике. Количество лучей в анальном плавнике у всех их, даже у видов Alosa, трансгрессивно, но разница в средних у видов Alosa значительно больше, чем у подвидов и более низких таксономически форм (nationes) Caspialosa, что видно из следующего: A. alosa — 23,1; A. fallax — 21,3; Caspialosa kessleri kessleri — 18,0; C. kessleri volgensis — 17,7; C. kessleri bergi — 17,4; C. pontica, крупная форма — 17,7; C. pontica, мелкая форма — 17,5.

Чисто морских, непроходных сельдей в роде Alosa, как указывалось выше, нет. Что касается морских, непроходных сельдей каспийских и черноморско-азовских из рода Caspialosa, то особенно богато формами, как уже отмечалось выше, из каспийских морских сельдей C. brashnikovi, представленная восемью формами, причем некоторые из этих форм, наиболее специализированных, различаются более резко, чем наиболее различающиеся из каспийских проходных сельдей — C. kessleri kessleri и C. kessleri volgensis. C. brashnikovi grimmi, например, имеет жаберных тычинок не более 27, в то время как у C. brashnikovi kisselewitshi их не менее 29. Обе формы резко различаются внешне — формой тела, окраской и, кроме того, наличием характерного мозолистого утолщения на нижней челюсти у C. brashnikovi grimmi. Однако, нет никаких оснований считать обе эти формы или одну из них, в частности наиболее уклоняющуюся C. brashnikovi grimmi, за самостоятельные виды, так как обе эти формы вместе с остальными формами вида, промежуточными по своим признакам между ними, представляют одну генетическую группу, связанную сходством в основных морфологических и биологических особенностях и принимаемую в настоящее время всеми с полным основанием за единый вид. Различия между формами C. brashnikovi не более различий между многими локальными формами Zoarces viviparus, из которых некоторые резко различаются количеством позвонков. Так, например, форма этого вида из Roskilde-Fjord имеет не более 113 позвонков, а форма из восточной части Балтийского моря (Мемель) имеет не менее 116 позвонков (Johs. Schmidt, 1917, p. 363, 366). Резко различаются отдельные формы Zoarces viviparus и внешне, в особенности строением выемки между спинным и хвостовым плавниками, у некоторых форм совершенно отсутствующей (l. c., фиг. 16, 17, 18). Однако, несмотря на резкие различия между некоторыми, наиболее уклоняющимися из этих локальных форм, все они рассматриваются как относящиеся к одному виду. Формальная точка зрения в вопросах таксономии, как видно из этих и приводимых ниже примеров, не всегда приемлема, так как, следуя ей, некоторые формы каспийских сельдей пришлось бы считать за отдельные виды. Несомненно, что помимо признаков морфологических, при разграничении видов сельдей этого рода необходимо принимать во внимание и эколого-биологические особенности их. Поэтому в настоящее время общепринято, совершенно правильно, считать формы C. brashnikovi как составляющие единый вид. Совершенно очевидно, что еще меньше оснований для выделения в самостоятельный вид какой-либо из форм каспийских проходных сельдей, ни одна из которых не отличается от других так резко, как некоторые из форм C. brashnikovi.

Черноморско-азовская морская сельдь (C. maeotica), соответствующая каспийскому виду C. brashnikovi, представлена одной формой. В последние годы А. А. Михайловской (in litt.) обнаружена мелкая форма этого вида, морфологических отличий от крупной расы не имеющая, но отличающаяся биологически — темпом роста, размерами.

Пузанки представлены в Каспийском море тремя видами — C. saposhnikovi, C. sphaerocephala и C. caspia, последний из которых распадается на четыре подвида, образуя, повидимому, кроме того еще две более низкие таксономически формы (nationes), за которые мы считаем ильменного (C. caspia caspia и aestuarina) и саринского пузанков (C. caspia knipowitschi n. saraica). Различия между подвидами C. caspia значительны как в количестве жаберных тычинок, так у некоторых (например, C. caspia knipowitschi) и по внешнему виду. В количестве жаберных тычинок между некоторыми наиболее уклоняющимися из них имеются резкие различия (у C. caspia salina жаберных тычинок не более 117, у C. caspia knipowitschi — не менее 121), однако остальные формы являются в этом отношении промежуточными. Формы черноморско-азовского пузанка (C. tanaica) различаются между собой значительно менее, чем близкого к ним каспийского C. caspia. Наиболее резко различающиеся из них по количеству жаберных тычинок (C. tanaica tanaica, C. tanaica nordmanni) имеют разницу в средних, равную только пяти, между тем как у наиболее различающихся в этом отношении форм C. caspia (C. caspia salina и C. caspia knipowitschi) разность эта равна 55,5. Пузанков, соответствующих каспийским видам C. saposhnikovi и C. sphaerocephala, в Черном и Азовском морях нет.

Таким образом, благодаря различиям в условиях формообразования, каспийские сельди, помимо богатства видов и подвидов, характеризуются еще и большей степенью дивергенции, по сравнению с черноморско-азовскими.

Степень изученности каспийских и черноморско-азовских сельдей различна. В то время как каспийские сельди являлись объектом изучения нескольких специальных экспедиций, в отношении черноморско-азовских сельдей таких исследований не предпринималось, и указание С. А. Зернова (1913, стр. 106) на необходимость организации для изучения последних таких же экспедиций, как в Каспийском море, остается почти полностью в силе и в настоящее время. Особенно следует отметить, что изучение каспийских сельдей велось независимо от изучения черноморско-азовских и в сущности со времен исследований Кесслера (1870, стр. 76; 1874, стр. 301), Гримма (1901, стр. 57) и Бородина (1896, стр. 82; 1904, стр. 176) сравнения сельдевых обоих бассейнов не производилось, если не считать некоторых сравнительных замечаний о каспийских и черноморско-азовских сельдях К. А. Киселевича (1918, стр. 21) и указания его на меньшие размеры последних. Только этим обстоятельством и объясняется неудовлетворительное состояние систематики и таксономических обозначений сельдевых родов Caspialosa и Clupeonella, стоящее в противоречии с систематическими отношениями большинства других рыб, общих Каспийскому, Черному и Азовскому морям. Так, например, в настоящее время общепринято считать, что Clupeonella delicatula представлена в Каспийском, Черном и Азовском морях идентичной формой, а сельди рода Caspialosa — разными видами, не имея общего ни одного. Между тем ряд других рыб, общих Черному, Азовскому и Каспийскому морям, представлен в последнем подвидами. Таковы: Gobius melanostomus, G. fluviatilis, Proterorhinus marmoratus, Benthophilus macrocephalus magistri, Syngnathus nigrolineatus, Atherina mochon pontica в Черном и Азовском морях и Gobius melanostomus affinis, G. fluviatilis pallasi, Proterorhinus marmoratus nasalis, Benthophilus macrocephalus, Syngnathus nigrolineatus caspius, Atherina mochon pontica n. caspia в Каспийском море.

Следовательно, перечисленные выше рыбы, за период изоляции их от Черного и Азовского морей, в Каспийском море обособились до степени подвидов со времени соединения последнего с ними,

что могло иметь место в послехвалынское и в апшеронское и бакинское время, а ранее в акчагыльское (Колесников, 1939, стр. 928).

Сравнительное изучение каспийских сельдей рода Caspialosa и соответствующих близких морфологически черноморско-азовских дало возможность установить, что последние являются не самостоятельными видами, а лишь подвидами видов, общих обоим бассейнам, а Clupeonella delicatula распадается на два подвида, свойственных каждому из бассейнов.

Черноморско-азовские пузанки (C. tanaica tanaica, C. tanaica nordmanni и C. tanaica palaeostomi) отличаются от каспийских (форм C. caspia) не более, чем некоторые из упомянутых выше последних между собой. Еще меньше отличается от каспийских проходных сельдей (C. kessleri kessleri, C. kessleri bergi и C. volgensis) черноморско-азовская проходная сельдь (C. pontica auct.), имеющая, подобно черноморско-азовским пузанкам, меньшее количество жаберных тычинок, а hiatus в числе их лишь C. kessleri volgensis. Отличие черноморско-азовской проходной сельди от остальных каспийских проходных сельдей значительно меньше различий между C. kessleri kessleri и C. kessleri volgensis. Следует еще раз отметить, что упомянутые выше наиболее обособленные формы каспийских пузанков (C. caspia knipowitschi) и проходных сельдей (C. kessleri volgensis) имеют формы, промежуточные по своим признакам (например, C. caspia caspia, C. kessleri bergi) как между другими каспийскими формами обоих видов, так и между наиболее резко отличающимися из них от черноморско-азовских пузанков и проходной сельди. Черноморско-азовская морская сельдь (C. maeotica auct.) отличается от большинства каспийских морских сельдей (форм C. brashnikovi), в частности от типичной формы вида (C. brashnikovi brashnikovi), значительно менее, чем некоторые из упомянутых выше последних между собой.

Таким образом, считая вполне основательно формы C. brashnikovi за единый вид, несмотря на резкие различия между некоторыми из них, черноморско-азовскую морскую сельдь (C. maeotica auct.) следует тем более признать за форму этого вида (C. brashnikovi maeotica). Принимая за единый вид формы C. caspia, различающиеся между собой менее, чем формы C. brashnikovi, мы должны считать и черноморско-азовских пузанков за формы этого вида (C. caspia tanaica, C. caspia nordmanni, C. caspia palaeostomi). Волжская сельдь (C. volgensis auct.) и черноспинка (C. kessleri auct.), принимаемые в настоящее время за отдельные виды, отличаются друг от друга не более, чем C. caspia knipowitschi от C. caspia salina и C. caspia persica, и значительно менее, чем C. brashnikovi grimmi от C. brashnikovi kisselewitshi. Рассматривая как единые виды каспийские и черноморско-азовские формы пузанка (C. caspia s. l.) и каспийские и черноморско-азовскую формы морской, непроходной сельди (C. brashnikovi s. l.), мы должны признать за единый вид и всех проходных сельдей — как каспийских (C. kessleri kessleri, C. kessleri bergi и C. kessleri volgensis), так и черноморско-азовскую (C. kessleri pontica).

Подводя итог всему сказанному выше об условиях развития и формообразования каспийско-черноморских сельдевых, а также результатам сравнения их между собой, мы должны различать среди сельдей рода Caspiolosa комплекс форм морских, непроходных, составляющих вид C. brashnikovi s. l., комплекс форм проходных, составляющих вид C. kessleri s. l., и комплекс широкоэвригалинных форм, составляющих вид C. caspia s. l., одни из форм которого являются морскими, непроходными, размножающимися в море, другие — полупроходными, эстуарными. Кроме того, за самостоятельные виды следует считать резко различающиеся от других видов и друг от друга C. saposhnikovi и C. sphaerocephala. Провизорно,

до более детального изучения, за самостоятельный вид следует признать и C. curensis, известная автору всего лишь по нескольким экземплярам. О некоторых сельдях, принимаемых рядом авторов за самостоятельные виды или формы видов, сказано ниже.

Принимаемые автором виды и формы обоих родов таковы:

Род Clupeonella

1. Cl. grimmi Kessler — большеглазая тюлька
2. Cl. abrau (Maljatskij) — абрауская тюлька[1]
3. Cl. engrauliformis (Borodin) — анчоусовидная тюлька
4. Cl. delicatula (Nordmann) s. l. — каспийско-черноморская тюлька
4а. Cl. d. delicatula (Nordmann) — черноморско-азовская тюлька
4б. Cl. d. caspia Svetovidov[2] — каспийская обыкновенная тюлька

Последний подвид в оз. Чархал, в затонах Волги и ильменях дельты ее, образует особую морфу (Cl. delicatula caspia m. tscharchalensis). Подобной же морфой, но в значительно менее выраженной степени, является, судя по всему, Cl. cultriventris из Черного моря.

Род Caspialosa

1. C. saposhnikovi (Grimm) — большеглазый пузанок
2. C. sphaerocephala (Berg) — круглоголовый, или аграханский пузанок
3. C. caspia (Eichwald) s. l. — каспийско-черноморские пузанки
3a. C. c. caspia (Eichwald) — среднекаспийский пузанок
3a. C. c. caspia n. aestuarina Berg — ильменный пузанок
3b. C. c. salina Svetovidov — северо-восточный пузанок
3c. C. c. knipowitschi Jljin — энзелийский пузанок
3c. C. c. knipowitschi n. saraica Berg — саринский пузанок
3d. C. c. persica Jljin — астрабадский пузанок
3e. C. c. tanaica (Grimm) — азовский пузанок
3f. C. c. nordmanni (Antipa) — дунайский пузанок
3g. C. c. palaeostomi Sadowsky — палеостомский пузанок
4. C. brashnikovi (Borodin) s. l. — каспийско-черноморские морские, или бражниковские сельди
4a. C. br. brashnikovi (Borodin) — долгинская сельдь
4b. C. br. agrachanica Meissner — аграханская сельдь
4c. C. br. nirchi Morosow — красноводская сельдь[3]
4d. C. br. grimmi (Borodin) — астрабадская, или белоголовая сельдь
4e. C. br. sarensis Mikhaylovsky — саринская сельдь
4f. C. br. orientalis Mikhaylovsky — восточная сельдь
4g. C. br. autumnalis Berg — большеглазая сельдь
4h. C. br. kisselewitshi Bulgakov — гасанкулинская сельдь
4i. C. br. maeotica (Grimm) — черноморско-азовская морская сельдь (2 nationes)
5. C. curensis (Suvorov) — полосчатая сельдь
6. C. kessleri (Grimm) s. l. — каспийско-черноморские проходные сельди
6a. C. k. kessleri (Grimm) — черноспинка
6b. C. k. bergi Tanassjitschuk — сельдь Берга, селедочка
6c. C. k. volgensis (Berg) — волжская сельдь
6d. C. k. pontica (Eichwald) — черноморско-азовская проходная сельдь (2 nationes)

Caspialosa suvorovi (Berg). Под этим названием, как показало исследование типа и других экземпляров, хранящихся в коллекциях Зоологического института Академии Наук СССР и определенных К. А. Киселевичем (1923, стр. 112, 128—139) как C. c. suvorovi, был описан экземпляр и принимались в дальнейшем помеси между разными видами каспийских сельдей. Позднее, как мог установить автор, принимая участие в работах Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции и из разговоров с лицами, принимавшими участие в сборах и обработке материалов по сельди этой экспедиции, к C. suvorovi обычно относились такие сельди, в определении которых встречались затруднения. Чаще всего это были экземпляры,

[1] Cl. muhlisi Neu из оз. Абулионд (басс. Мраморного моря) несомненно идентичен этому виду, являясь, возможно, особой формой его.

[2] От типичной формы вида отличается более короткими грудными и брюшными плавниками, менее высоким телом и головой, меньшими размерами глаз, меньшим количеством жаберных тычинок и пр.

[3] С этой формой идентична описанная Бадамшиным C. br. kinderlensis.

промежуточные по своим признакам между обычными видами каспийских сельдей.

Caspialosa nigra (Kisselewitsh). Как показало исследование сохранившихся экземпляров, послуживших для установления вида, под этим названием были описаны экземпляры C. saposhnikovi. В дальнейшем (1923, стр. 115) К. А. Киселевичем за C. c. nigra принимались темноокрашенные экземпляры C. brashnikovi brashnikovi, которые нередко встречаются наряду с такими же темноокрашенными C. caspia salina в зал. Мертвый Култук и в прилегающих к нему районах. Такие темноокрашенные сельди встречаются в пределах почти каждого вида и формы, даже у одной из наиболее белесых сельдей, C. brashnikovi grimmi.

Caspialosa volgensis imitans Berg(=C. volgensis, малотычинковая раса, Caspialosa volgensis kisselewitschi Meissn.). Под этим названием были описаны, с одной стороны, сельди гибридного происхождения, с другой — сельди, промежуточные по своим признакам между C. kessleri kessleri и C. kessleri volgensis. Кроме того, сюда некоторыми авторами частично относились экземпляры C. brashnikovi brashnikovi[1].

Литература

1. Arambourg C., Ann. Paleont., XIV, 2—3, pp. 1—98, 1925.—2. Arldt Th., Handbuch der Paleogeographie, I, Leipzig, pp. 1—679, 76 Tabl., 1919.— 3. Бенинг А. Л., Природа, 9, стр. 33—36, 1938.— 4. Берг Л. С., Изв. Акад. Наук, стр. 1343—1360, 1916.— 5. Он же, Система рыбообразных и рыб, стр. 87—517, 1940.— 6. Он же, Рыбы пресных вод СССР, 1, 4-е изд., стр. 1—461 (в печати).—7. Богачев В. В., Тр. Азербайдж. нефт. иссл. инст. XV, Геол. отд., стр. 1—62, 11 табл.. 1933.— 8. Он же, Тр. Азербайдж. фил. АН СССР, Геол. сер., IX/39, стр. 36—60 Табл. 6—8, 1938.— 9. Бородин Н. А., Ежегодн. Зоол. муз. Акад. Наук, I, стр. 82—94, 1896.— 10. Он же, Вестн. рыбопром. XIX, 3, стр. 167—198, 1904.— 11. Woodward A. S., Catalog of the Fossil Fishes in the British Museum, III, pp. I—XXXIV +1—544, pl. I—XVIII, 1895.— 12. Он же, там же. IV, pp. I—XXXVIII + 1—636, 1901.— 13. Гримм О. А. Вестн. рыбопром., XVI, 2, стр. 57—70, 1901.— 14. Ekman S. Intern. Rev. ges. Hydrob. u. Hydrogr., pp. 336—371, 1913.—15. Он же, Zoogeographica. II, 3, pp. 320—374, 1934.— 16. Жижченко Б. П., Колесников В. П. и Эберзин А. Г., Стратиграфия СССР, XII, стр. 1—687, 1940.— 17. Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. Я., Рыбн. хоз. СССР, 3, стр. 38—40, 1934.— 18. Они же Зоол. журн., XVI, 3, стр. 443—447, 1937.—19. Зернов С. А., Зап. АН СССР (VIII), физ.-мат. отд., XXXII, стр. 1—299, 4 табл., 1913.— 20. Ильин Б. С., Природа, 7, стр. 63—65, 1933.— 21. Кесслер К. Ф., Тр. СПб. общ. ест., 1, стр. 74, 1870.— 22. Он же, там же, V, 1 стр. 191—324, 1874.— 23. Киселевич К. А., Изв. отд. рыбов. и научно-промысл. исслед. 1, 1, стр. 17—32, 1918.— 24. Он же, Каспийско-волжские сельди, 1, стр. 1—147+1—155, XX граф. V. табл.. 1923—25, Колесников В. П., ДАН СССР, XXVI, 9, стр. 928—931, 1939.— 26. Он же, см. Жижченко Б. П., Колесников В. П. и Эберзин А. Г.— 27. Leriche M., Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., 1, pp. 1—147, 1903,— 28. Он же, там же, III, pp. 49—228, 1905.— 29. Он же, Mém. Soc. Geol. Nord, V, pp. 1—430, pl. I—XVIII, 1906.— 30. Он же, Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. V, pp. 229—363, 1910.— 31. Lönnberg E., Ark. f. Zoologi, XXIVA, 7, pp. 1—23, 1932.— 32. Майорова А. А., Тр. Научн. рыбохоз. и биол. ст. Грузии, II, 1, стр. 1—49, 1939.— 33. Малятский С. М., Природа, 5, стр. 96—97, 1938.— 34. Plate L., Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 56 (N. F. Bd. 49), pp. 217—214, 1920.—35. Schmidt Johs, C. R. Trav. Labor Carlsberg—XIII, 3, pp. 279—396, 1917.— 36. Садовский А. А., Тр. Зоол. сектора Грузинск. отд. Закавк. фил. АН СССР, 1, стр. 61—85, 1934.— 37. Световидов А. Н., ДАН СССР, XXXI, 8, стр. 805—809, 1941.— 38. Суворов К. К., Вестн. рыбопром., XXX, 1, стр. 39—49, 1915.— 39. Эберзин А. Г., см. Жижченко Б. П., Колесников В. П. и Эберзин А. Г.

---

[1] Сравнительные замечания о трех последних сельдях приведены здесь в более сокращенном виде, чем в основной работе.

ON THE CLUPEOID-FISHES OF THE CASPIAN AND THE BLACK SEAS (GENERA CASPIALOSA AND CLUPEONELLA) AND ON THE CONDITIONS OF THEIR DEVELOPMENT

By A. N. SVETOVIDOV

SUMMARY

Zoological Institute of the Academy of Sciences, USSR

The Clupeoid-fishes of the genera Caspialosa and Clupeonella are represented in the Caspian sea by a greater number of species and especially of subspecies than in the Black and Azov seas. The caspian subspecies of Caspialosa differ more conspicuously from each other than those of the Black and Azov seas. All the caspian species and subspecies of both genera are larger than those of the Black and Azov seas. These facts are due according to the author's opinion to the peculiar conditions of their development in the Caspian sea. The Tertiary history of the Caspian and the Black seas has been also taken into consideration. The author has studied the classification of Caspialosa and Clupeonella and gives a systematic list of species and subspecies of both these genera. This paper is a preliminary communication based on the author's Monograph on the Clupeoid-fisches of the USSR.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXII 1943 ВЫП. 4

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ НАД ЯКУТСКИМ ДЛИННОХВОСТЫМ СУСЛИКОМ

(Citellus eversmanni jacutensis Brandt)

П. Д. ЛАРИОНОВ

Естественный факультет Якутского государственного пединститута

Введение

Якутский длиннохвостый суслик (Citellus eversmanni jacutensis Brandt) — основной вредитель сельскохозяйственных культур и пастбищ некоторых районов Якутии, расположенных на левобережье р. Лены. Сусликами сильно заражены районы Намский, Якутский, Орджоникидзевский и Горный, а частично — Кебяйский, Верхне-Вилюйский и Нюрбинский. Общая площадь заражения грубо приблизительно определяется в 75 000—80 000 км². Наряду с огромной территорией, населенной сусликами, в долине Лены он всегда представлен большим количеством особей и приносит ежегодно значительный вред полеводству. Например, на территории Хатасского сельсовета в 1940 г. сусликами уничтожено не менее десятой части урожая зерновых культур (Ларионов, 1940).

По данным Воробьевой (1926), Тугаринова, Смирнова и Иванова (1934) и по нашим, якутский суслик расширяет северо-западную границу своего ареала. С 1936 г. он появился в местности Чопчу в 5 км от Нюрбы, где раньше совсем не встречался.

До сего времени специально экологией этого вредителя в условиях Якутии никто еще не занимался. В настоящее время не известны даже точные границы его ареала. Лишь некоторые упоминания мы находим о нем в работах Р. Маака, Л. В. Бианки (1929), Тугаринова, Смирнова и Иванова (1934).

Между тем экология якутского суслика представляет значительный практический и научно-теоретический интерес.

Весьма важно выяснить и показать, какие приспособления выработались у этого пустынно-степного зверька с новым образом жизни и обеспечили ему возможность существовать в суровых условиях Якутии с зимними морозами, доходящими до 64,4° С (на широте Якутска), и с вечной мерзлотой, глубиной до 180—200 см. Не зная образа жизни животного в этих своеобразных (суровых) условиях, нельзя также предложить и достаточно эффективных мер борьбы с ним.

В 1940 г. мы начали полевую исследовательскую работу по изучению экологии якутского суслика, результаты которой изложены в данной статье. Кроме наблюдений 1940 г., сюда включены также некоторые наблюдения, проведенные нами в 1939 и 1941 гг., и отрывочные сведения предшествующих исследователей. Все эти данные пока еще не разрешают в полной мере поставленных перед нами задач, но, вероятно, представят известный интерес как материалы для подобного разрешения.

Основная часть работы проведена мной (летом 1940 г.) в 10 км к югу от Якутска, в местности Хоро, Хатасского сельсовета. Эта мест-

ность представляет открытое пространство второй (надпойменной) террасы левобережья р. Лены с солонцеватыми почвами и с растительностью степного характера (типчаково-злаково-разнотравная степь).

В работе в основном я руководствовался статьями С. Н. Варшавского и К. Т. Крыловой (1938 и 1939).

Распределение по стациям и плотность населения якутского длиннохвостого суслика

В долине Лены излюбленным местообитанием суслика служат возвышенные гривы кырдалов (так местное население называет сухие луга степного типа), расположенные близ понижений с ирисом и кочкарниками. Эти понижения изобилуют зеленой растительностью даже в самые засушливые периоды лета, когда на ровных возвышенных лугах трава выгорает. По нашим подсчетам нор, произведенным маршрутным методом, на возвышенных гривах кырдалов в одном случае было 443,7 выходов на 1 га, в другом — 1037,5, тогда как на параллельных к этим гривам маршрутах оказалось, соответственно, 56,2 и 150 выходов на 1 га. Следовательно, на возвышенных равнинах выходов нор в 3—6 раз меньше, чем на гривах кырдалов. На залежах, подобно возвышенным луговым равнинам сплошь покрытых полынью (Artemisia jacutica Drob), сусликовых нор и самих сусликов также встречается сравнительно мало. По маршрутным учетам плотность нор (выходов) здесь колебалась от 50 до 110 на 1 га. Суслики встречаются также на островах Лены, поселяясь там на возвышениях, покрытых низким, типично степным травостоем — степной осокой и редким пыреем. Наибольшая плотность нор на таких островных участках достигает 100—170 на 1 га. Плавают суслики хорошо и во время разливов переплывают на незалитые места или даже забираются на выступающие из воды кусты ив.

Эти животные поселяются и в таежных участках коренного берега Лены, особенно на полянах и вырубках сосновых боров. Плотность нор в несколько разреженной тайге колебалась от 0,3 до 1,5 норы на 1 га, а на лесных полянах — от 33,3 до 86,4 норы. Здесь, правда, суслик находится в условиях пессимума. По словам охотников, местами он уже полностью истреблен. Лишь в неразреженной тайге, где почва густо покрыта мхами, багульником и другими кустарниками, норы сусликов совсем не встречаются.

На участках Хатасского сельсовета методом непосредственного наблюдения с биноклем я проводил учеты уже не нор (точнее: не выходов), а самих сусликов. Таким методом, по нашему мнению, плотность суслиной популяции можно определить с точностью до 0,1—0,05, а в некоторых случаях и абсолютную плотность[1]. Результаты учетов, проведенных в разные месяцы на подопытном участке Хатасского сельсовета, показали нам сезонную динамику плотности. Так, в мае на участке в 2,5 га я видел одновременно до 6 сусликов или 2,4 зверька на 1 га. В первых числах июля, в период массового расселения молодняка, на том же участке можно было видеть одновременно уже до 24 сусликов, или 9,6 на 1 га, а 10 сентября — 9 сусликов или 8,6 зверька на 1 га. Около посева ржи колхоза им. Ленина, в местности Донданго, того же Хатасского сельсовета, плотность сусликов в августе достигала 16,1 зверька на 1 га. Это самая высокая плотность из всех, какие мне приходилось встречать.

Лабораторией фитопатологии Якутской областной сельскохозяйственной станции в 1936 и 1937 гг. в трех районах Якутской области было обследовано на степень заселенности сусликами более чем по

[1] В отношении малого суслика С. Н. Варшавский (1941) методом прикопки нор установил, что в 5—8 час. утра на поверхность выходят все суслики поголовно, причем 100% их находится на поверхности одновременно не менее 10 минут, а 83,3% — не менее 30 минут.

1 000 га. По этим данным, в Камском районе приходилось по 39 сусликов на 1 га, в Орджоникидзевском — по 40 и в Якутском — по 21 зверьку. Все эти показатели я считаю преувеличенными.

Норы, гнезда и кладовые

Нами было раскопано 50 нор якутского длиннохвостого суслика. Защитные (временные) норы его устроены очень просто и снабжены только одним выходом, а гнездовые имеют от двух до восьми выходов. На рис. 1 схематически изображена (в горизонтальной проекции) самая простая и наиболее сложная из всех раскопанных нами гнездовых нор. Простая нора, как видно, имеет только два выхода и одну гнездовую камеру, расположенную на глубине 55 см, а сложная—восемь выходов и три камеры. Общая длина ходов последней равна 2094 см, а наибольшая глубина норы 201 см.[1] Изредка встречаются норы, снабженные вертикальным ходом без сусликовины[2]. На подопытном участке площадью в 5,8 га из 1124 посещаемых нор с вертикальными ходами было только 130 (10,2%). На других же участках при маршрутных подсчетах вертикальные ходы составляли от 4,2 до 6% общего числа выходов. Наибольшая глубина вертикального спуска не превышала 89 см. Схематическое изображение профиля норы с вертикальным входом представлено на рис. 2.

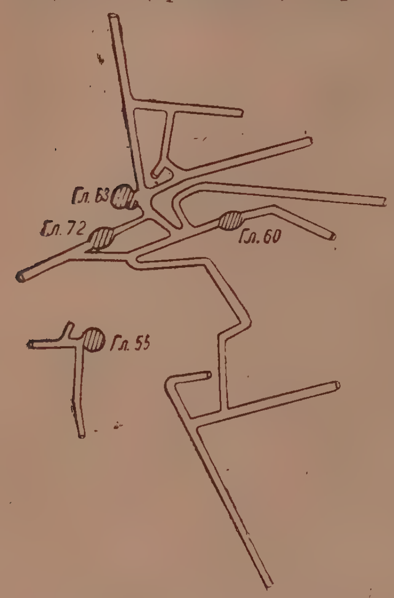


Рис. 1. Горизонтальная проекция сложной норы якутского суслика с 10 входами и общей длиною ходов 2094 см. Заштрихованные расширения — гнезда на разной глубине (*Гл.*) в см (левее — простая нора)

Подстилка в норах якутского суслика состоит главным образом из злаков (видов Festuca и Koeleria), степной осоки (Carex pediformis) и шиповых мхов. Вес подстилки колеблется от 255 до 508 г.

На пашне в норе № 44 при раскопке обнаружено 2 250 г. прошлогодних проросших семян пшеницы и 350 г старой и свежей соломы, частично с колосьями. В 1939 г., при рытье котлована для гаража Опытной животноводческой станции, также были найдены кладовые суслика, наполненные зерном. Охотник колхоза им. Ленина Савва Олесов несколько лет подряд выкапывал картофель из нор сусликов близ колхозного картофельного поля.

Питание

Основную пищу якутского длиннохвостого суслика составляют растительные продукты. Однако вскрытиями желудков установлено, что летом якутские суслики, наряду с растительной пищей, едят в большом количестве насекомых, а именно кобылок, реже муравьев и жуков. При ловле насекомых, особенно кобылок, они делают резкие и быстрые перебежки по ломаной линии. Поэтому кобылок ловят преимущественно подвижные молодые суслята. Поедаются ими

[1] У амурской формы длиннохвостого суслика наибольшая длина ходов равнялась 1 508 см, а наибольшая глубина — 315 см.

[2] Для западносибирской формы этого вида нор с вертикальными ходами не отмечено (Зверев, 1929; Верещагин и Плятер-Плохоцкий, 1930).

также суслики, попавшиеся в ловушки или капканы. Едят они и падаль и кухонные отбросы (Буякович, Скалон и Стручков, 1938). Я наблюдал, как суслик выгрызал выброшенную свежую кожу зайца. Находясь в неволе, они охотно поедают мясо и предпочитают его

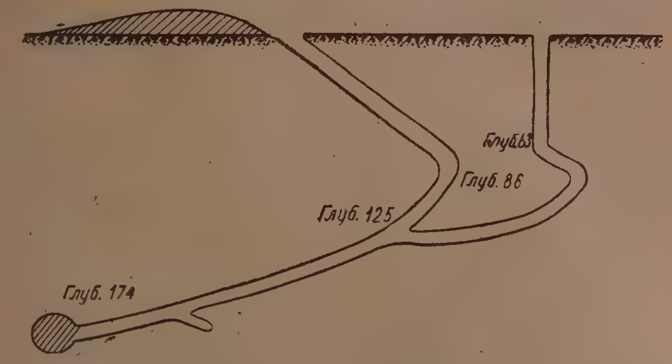


Рис. 2. Схема профиля норы с вертикальным входом (диаметр вертикального входа 8 × 6,5 см, наклонного 10,5 × 8,5 см)

траве. К суслятам, находящимся в клетке, подпускали живых мышей. Суслята их ловили и съедали. Зоолог Иванов сообщил, что суслики съели несколько белых крысят, живших в той же комнате.

Периодические явления в жизни якутского длиннохвостого суслика; суточная активность и размножение

Период пробуждения от зимней спячки

Нашими наблюдениями за 1939—1941 гг. установлено, что пробуждение якутских сусликов от зимней спячки в окрестностях г. Якутска происходит в конце марта — первой декаде апреля. Примерно такие же сроки пробуждения указаны и предшествующими авторами (табл. 1).

Таблица 1

Первый выход сусликов весною после пробуждения от спячки (фенологические наблюдения)

Год наблюдения	Месяц и число	Место наблюдения	Кто наблюдал
—	16—18/IV	Якутский район	Маак
1910	30/IV	Якутск	Юринский
1927	6/IV	Около Якутска	Данные Воробьевой
1927	28/III	Село Кильдемцы	» »
1927	10/IV	1-й Атамайский наслег Намского района	» »
1928	16/IV	То же	» »
1928	17/IV	Село Кильдемцы	» »
1937	25/30/III	Село Кильдемцы	» »
1938	1/IV	Дер. Маган	Данные Якутской зональной промыслово-биологической станции
1938	5/IV	Оз. Сугун	
1939	7/IV	Около Якутска	Ларионов
1940	5/IV	» »	»
1941	27/III	» »	»

В 1940 г. первых пробудившихся сусликов мы видели 5 апреля. Был теплый день с дневной температурой (в 13 час.) — 0,8° (пользуемся данными Якутской метеорологической станции). Последующие пять

дней тоже были теплыми с температурой (в 13 часов) —1,3°, —1,0°, —5,2°, —1,0°, —4,1°. Температура почвы в первой декаде апреля (по данным десятилетнего измерения, произведенного Якутской геофизической обсерваторией) на глубине 120 см (установленная нами средняя глубина гнезда якутского суслика равна 90—100 см) в среднем должна быть —10,6°. Минимальная температура на этой же глубине достигает в феврале —12,7°. Как видно, температурные условия пробуждения в почве довольно суровы.

Ко времени пробуждения сусликов на полях появились лишь очень редкие первые весенние проталины (главным образом на гребнях грив и сусликовинах. Несколько проталин, измеренных мною 13 апреля, не превышали площадью 1 м^2 каждая. 17—18 апреля было похолодание с дневной температурой, соответственно, —7,0 и —8,5° и метелью. Выходные отверстия нор были занесены снегом. 17 апреля (с 8 до 3 ч. дня) обнаружены следы перебежек нескольких сусликов из норы в нору, хотя на поверхности земли зверьков не замечено. 19 апреля суслики были активны в полдень.

Период с положительными дневными и вечерними температурами в 1940 г. начался только с 20 апреля. В связи с этим во второй декаде апреля 1940 г. началось и массовое пробуждение сусликов. В 1941 г. суслики проснулись рано, в конце марта, 25—28 числа. Повидимому, этот год был неблагоприятным для них, и часть молодняка, которая не успела накопить достаточного запаса жира в теле, погибла во время зимней спячки. Отощавшие суслики пробуждаются еще зимою и погибают. Так, 26 февраля 1941 г. был найден вышедший и замерзший суслик, а 13 марта пойман живой. Они были тощие: один весил 298 г, другой 231 г. В тайге коренного берега весеннее пробуждение сусликов, повидимому, несколько запаздывает в связи с более поздним таянием снега. Большинство сусликов пробуждается в местах, где толщина снега 20—25 см и поблизости нет никаких проталин. Из 10 измерений в двух случаях толщина снега доходила до 58 и 59 см (в сугробах).

Пробуждающиеся весной суслики выходят как через наклонные, так и через вертикальные выходы нор. В некоторых случаях суслики, вышедшие из вертикальных нор, потом снаружи раскапывают наклонные входы. При наличии наклонных входов вертикальными входами они пользуются редко, особенно это заметно летом. Вертикальные входы, будучи узкими и с крутыми спусками, не удобны для лазания и обзора местности выходящим из норы сусликам. Когда суслики, спасаясь от врагов, бросаются в вертикальные входы, то задние ноги их некоторое время болтаются в воздухе.

В июне (1941 г.) была замечена в двух разных норах закупорка вертикальных входов изнутри так, что снаружи они стали незаметны. Каждый из них я по два раза открывал и через несколько дней находил вновь закупоренными. Повидимому, вертикальные выходы зимних нор доводятся до поверхности земли и своевременно закупориваются рассыпчатой сухой землей, что облегчает отрывание сусликами выхода после весеннего пробуждения. Проделанные в снегу выходы имели в среднем высоту 9 см и ширину 11,5 см.

Первыми пробуждаются исключительно старые самцы, как и у малого суслика (С. Н. Варшавский и К. Т. Крылова, 1939). Зверев (1929) также указывает, что при вылавливании ранней весной западносибирских сусликов Эверсманна попадались главным образом самцы. Они пробуждаются жирными. Обыкновенно в брюшной полости часть жира лежит широкими пластами, достигая веса в 62 г (табл. 2).

Из табл. 2 видно, что якутские суслики очень крупны, со средним весом 835,5 г.; четыре из них имели вес даже свыше 1000 г.

Первые четыре самки в 1940 г. были добыты 28 апреля. Они вышли из спячки не раньше 23—25 апреля. До 29 апреля самки составляли

Таблица 2

Динамика веса якутских сусликов в разные периоды жизни

Периоды жизни	Самцы			Самки			Суслята этого года		
	всего животных	средн. вес, г	макс. вес, г	всего животных	средн. вес, г	макс. вес, г	всего животных	средн. вес, г	макс. вес, г
Пробуждение старых самцов (убиты 9—28/IV)	35	835,5	1102	—	—	—	—	—	—
Массовое пробуждение от спячки и спаривание (28/IV—11/V)	54	697,1	875	53	468,7	745	—	—	—
Выход суслят (10—15/VI)	17	682,4	833	18	548,7	655	11	89,8	102
Расселение суслят (23/VI—10/VII)	50	681,4	870	105	519,2	723	31	272,8	359
Индивидуальная жизнь (2/VIII—13/VIII)	28	705,0	975	19	669,4	853	40	395,8	500
Подготовка к спячке (16—24/IX)	14	773,7	1050	6	571,3	675	—	—	—

10% общего числа добытых сусликов. Из 27 сусликов, добытых 1—2 мая, самок было лишь 29,6%, а из 52 сусликов, добытых 3—7 мая, число самок достигло уже 48%. К этим дням завершился весенний массовый выход сусликов. Самки вышли через 15—20 дней после выхода самцов[1]. Период пробуждения длился около месяца[2].

Впервые вышедшие суслики мало активны. Часто лежат на брюхе около норы и греются на солнце. Не свистят и не сидят «столбиком». Первый свист суслика я слышал 19 апреля. Свист издавали суслики при испуге перед заходом в нору. В первой декаде апреля проталины очень редки и по площади незначительны; зеленой травы в них нет. Некоторые суслики в это время выбирают семена из колосьев ползучего пырея и плодов якутской полыни, выступающих из-под снега. Вскрытия показывают, что желудки рано вышедших весною сусликов бывают очень слабо заполнены пищей, частично зеленой травой, повидимому из гнездовой выстилки. Три самца имели совершенно пустой желудок и кишечник белого цвета. Они были пойманы при первых выходах после пробуждения от спячки. К 25 апреля снеговой покров явно преобладал над проталинами. К 6 мая, примерно, одна треть полей еще была покрыта снегом. Условия питания были еще плохие. В конце апреля суслики преимущественно употребляли в пищу свежие ростки пырея ползучего (Agropyrum repens), степной осоки (Carex stenophylla), типчака (Festuca lenensis) и полыни (Artemisia commutata и A. friyda). В это время местами появилось много лунок, диаметром в 5—8 см, выкопанных сусликами при добывании сочных корней полыни. Обычно на дне лунки можно было видеть белый кружочек срезанного корня полыни. 2 мая мы наблюдали, как суслик копался в конском навозе, выбирая оттуда непереваренные семена ячменя и овса. В середине апреля суслик не брезгует даже падалью и кухонными отбросами (Буякович, Скалон и Стручков, 1938).

Период спаривания, беременности и рождения суслят

Спаривание якутского суслика начинается через 2—4 дня после пробуждения самок от зимней спячки: в 1940 г.—23—25 апреля (табл. 3).

---

[1] У малого суслика самки выходят через 1—3 дня после выхода самцов (С. Н. Варшавский и К. Т. Крылова, 1939).

[2] У малого суслика период пробуждения длится 11—15 дней (idem).

Таблица 3

Периодические явления в жизни якутского суслика в 1940 г.

Пробуждение от спячки (выход из нор первых сусликов)	Начало спаривания	Начало беременности (нахожд. первой берем. самки)	Начало рождения суслят (нахожд. первой кормящ. самки)	Первое появление суслят на поверхности	Начало расселения молодых сусликов	Начало залегания в спячку взрослых сусликов	Массовое залегание сусликов в спячку	Встречен последний суслик
5/IV	23—25/IV	25/IV	23/V	10/VI	20—25/VI	25—30/XI	15—20/X	20/XI

Из 6 самок, добытых 27—30/IV, оказалась лишь одна беременная, а у остальных были припухшие матки. К 2 мая процент беременных самок достигает 37,5, а к 7 мая — уже 56 (из 25 самок). Массовое спаривание и начало беременности приурочены, следовательно, к началу мая и продолжаются не более 10 дней.

Средний вес самцов, добытых в период гона, составлял 597,1 г, а самок — 468,7 г. Столь незначительный вес связан с тем, что в это время попадались главным образом молодые самцы, которые основательно исхудали за зимнюю спячку и проявляли большую активность при плохом питании. Как видно, средний вес самцов в этот период превышал средний вес самок на 128,4 г[1], что указывает на резко выраженный половой диморфизм у данного вида.

В период гона самцы имели семенники величиною в среднем 17,5 × 11,3 мм, а к 31 мая величина их уменьшилась почти вдвое, составляя лишь 9,2 × 5,2 мм.

В период гона у сусликов наблюдалась значительная активность. На снегу между норами было много следов. В поисках самок самцы пробегали до ста, иногда до двухсот метров и даже более. Бывали случаи, когда самец и самка некоторое время жили в одной сложной норе.

За обладание самкой самцы нередко нападают один на другого и оставляют друг у друга следы в виде одной или нескольких ран на коже. Подобные драки отмечены для сусликов этого вида и в других районах (Зверев, 1929; Верещагин и Плятер-Плохоцкий, 1930). Местные жители указывают, что весенние драки самцов иногда кончаются смертью одного из соперников.

Число участвовавших в размножении самок в 1940 г. составляло 73,9% (табл. 4). Число эмбрионов колебалось от 5 до 13; среднее — 8,5. Число самок с восемью и большим числом эмбрионов составляло 71,1%. Начало рождения суслят приурочено к 15—22 мая. Период беременности не превышает 25—28 дней. 20 мая 1940 г. было уже 70% родивших самок, а к 31 мая — свыше 90%. В первых числах июня встречаются лишь отдельные беременные самки, а в виде исключения — даже во второй декаде июня.

Число детенышей, находимых в одном гнезде при раскопке нор, и подсчет выходивших на поверхность суслят одного выводка колебались от 8 до 12, что в общем совпадает со средним числом эмбрионов и указывает на весьма незначительную гибель детенышей в первые дни их жизни.

Самки якутского суслика в последние дни беременности и во время рождения молодняка, подобно самкам малого суслика, становятся малоактивными и осторожными. Человека они в это время

[1] Разница средних весов самцов и самок у малого суслика не превышает 20—25 г (Варшавский и Крылова, 1939).

близко не подпускают и дольше не выходят из нор после вспугивания, чем в другие периоды. На поверхности в это время суслики встречаются реже не только в силу меньшей активности самок, но и в виду значительного разрежения плотности всей популяции из-за повышенной гибели зверьков во время спаривания. Охотник Олесов за 9 дней (с 20 по 29 мая) добыл только 74 суслика, тогда как в конце июня тем же количеством орудий лова он ежедневно ловил по 20—25 взрослых сусликов.

В конце мая луга покрываются сплошным зеленым ковром сочной весенней растительности. И к этому именно времени наилучших кормовых условий приурочено массовое появление молодняка.

Период выхода на поверхность и расселения молодых сусликов

В 1939 г. суслята впервые появились на поверхности 12 июня, в 1940 г.—10 июня. Массовый выход их был приурочен к 15—20 июня. Только что вышедшие суслята имеют средний вес 89,9 г и среднюю длину тела 10,0 см (см. табл. 2). Окраска их меха ничем не отличается от окраски взрослых. В первые дни выхода суслята не удаляются от норы, часто лежат около выходного отверстия и греются на солнце. 24 июня я наблюдал, как 7 суслят одного выводка лежали, греясь на солнце, сбившись в кучу, с закрытыми глазами. Только когда я подошел на 2 шага, они стали один за другим убегать в нору.

Только что вышедшие суслята не кусаются, тогда как более взрослые суслята и вообще якутские суслики сильно кусаются и рьяно защищаются. Этим особенно отличаются самцы. К вечеру (с понижением температуры воздуха) суслята становятся вялыми; температура их тела опускается до 15—20°, тогда как у подвижных суслят она равна 33—37°. «Стойкость детенышей по отношению к низким температурам предохраняет их от гибели и является поэтому очень важным экологическим фактором в сохранении потомства, увеличении численности особей вида при массовом размножении» (Стрельников, 1940).

Расселение суслят из материнских нор в 1940 г. началось 20—25 июня. Массовое расселение было в конце июня и в начале июля. Суслята, выведенные в местах, где выгорела трава в результате засушливого периода, расселяются через 3—5 дней после первого выхода на поверхность земли. В первых числах июля молодых суслят можно было видеть повсеместно там, где их не было раньше. Они стали заселять все удобные и свободные места. В это время они имеют средний вес 292,8 г и среднюю длину тела 20 см. Период расселения суслят длился, примерно, 20—25 дней. Лето было сухое и засушливое. Трава на сухих лугах выгорела, что, вероятно, и содействовало быстрому расселению. В этот

Таблица 4

Среднее количество эмбрионов у сусликов

Местность	Исследовано самок: всего	беременных	родивших	яловых	% самок, участвующих в размножении	Количество эмбрионов: среднее	максимальное	минимальное	% самок с количеством эмбрионов 8 и более
Хатасцы	92	45	23	24	73,9	8,5	13	5	71.1

период суслята очень подвижны, интенсивно питаются и часто перебегают расстояние до 50—100 м от норы, из которой вышли. За счет подросшего молодняка на опытном участке к началу июля плотность сусликового населения по сравнению с весенней увеличилась в 4 раза. Если весною одновременно можно было наблюдать не более 6 сусликов, то 7/VII наблюдалось до 24.

Суточная активность якутского суслика

На одном из опытных участков я провел наблюдения за суточной активностью сусликов. Результаты этих наблюдений графически изображены на приводимых здесь кривых (рис. 3). Степень актив-

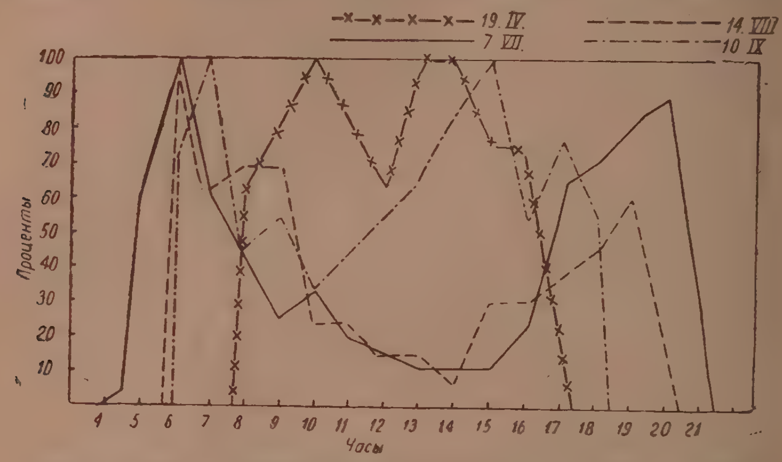


Рис. 3. Суточная активность якутского суслика в разные месяцы

ности выражена мною в процентах. За 100% принято наибольшее число сусликов, видимых на участке одновременно в день наблюдения.

Дневную активность сусликов я изучал непосредственными наблюдениями в бинокль, начиная от их утреннего выхода и кончая вечерним уходом в норы на ночь. Наблюдения велись на территории в 2,5 га подопытного участка (с одной постоянной точки), и через каждые 10—15 минут в течение всего дня отмечались находящиеся на поверхности земли суслики.

Все кривые, как видно, с двумя вершинами. Это отражает типично двухфазный тип суточного цикла, свойственный также некоторым другим видам сусликов (Калабухов, 1939; Тихвинский и Соскина, 1939). При этом весьма характерно, что весной и отчасти осенью двухфазность выражена менее резко, чем летом. В апреле, при отрицательной температуре воздуха (19/IV t° в 7 час.=—16,3°; в 13 час.=—3,0°; в 19 час.=—4,4°) суслики активны только в дневные часы (с 10 до 16); незначительное уменьшение активности наблюдается лишь в промежутке с 11 до 12 часов. В начале июля (7/VII t° в 7 час.=+16,1°; в 13 час.=+22,5; в 19 час.=+20,5) активность сусликов наибольшая как в смысле времени (с 4 до 21 часа), так в отношении количества пребывающих на поверхности животных и степени их подвижности. Последнее связано с расселением многочисленного молодняка и с возросшей интенсивностью питания самок, исхудавших в период выкармливания суслят. Двухфазность в это время выражена особенно резко. Дневной перерыв достигает 7—8 часов: с 9 до 16 часов на поверхности появляется не более 30% животных. В середине августа (14/VIII t° в 7 час.=+14,5°; в

13 час.= +22,7°; в 19 час.= +21,2°) активность почти такая же, как в начале июля: дневной перерыв составляет 5—6 часов: утром суслики появляются на поверхности через 1—1¹/₂ часа после восхода солнца, а вечером прячутся в норы через 30—35 минут после захода или за 10—20 минут до появления росы; утренняя активность несколько выше вечерней. К концу первой декады сентября (10/IX t° в 7 час.= +2,8°; в 13 час.= +10,7°; в 19 час.= +3,9°) время активности сокращается до 10—11 часов (вместо 17—18 часов в начале июля), а дневной перерыв не столь отчетлив. По наблюдениям Верещагина и Плятер-Плохоцкого, у амурской формы этого вида дневного перерыва в активности осенью совсем не бывает.

Кроме характерной двухфазности суточного цикла, наши кривые отражают дружность как утреннего выхода из нор, так и вечернего прекращения активности.

Линька

Летняя линька начинается 20—25 мая и заканчивается 20—25 июля. К 15 июля полную линьку проходят свыше 50% сусликов. Осенняя линька в 1940 г. началась с первых чисел сентября и окончилась, повидимому, в октябре. Старые особи проходят осенью линьку раньше, чем молодые, и имеют более светлую окраску меха.

По существу осенью линьки как таковой, сопровождающейся выпадением волос, повидимому не бывает, а происходят лишь некоторые процессы роста имеющихся волос с изменением пигмента в них.

Период залегания в спячку

Залегание якутских сусликов в зимнюю спячку, повидимому, начинается в конце сентября — начале октября. К этому времени молодые суслики почти не отличаются по внешнему виду от взрослых. Но средние веса и размеры их не достигают таковых у старых и взрослых сусликов. В середине сентября, как это видно из табл. 2, средний вес самцов равен 773 г, а самок 571 г. Эти веса отражают средний вес преимущественно молодых сусликов — выводка текущего года; поэтому они гораздо меньше, чем весенние средние веса исключительно старых и взрослых самцов. В сентябре активность суслиной популяции снизилась; особенно это сказалось на активности старых особей, накопивших в организме достаточное количество жира. С накоплением жира активность сусликов понижается до 50% (Калабухов, 1939). В это время суслики почти не свистят и редко делают «столбик». Осторожность их увеличивается. Они издалека уходят в нору и не подпускают на расстояние выстрела. Старые суслики, повидимому, начали залегать в спячку в конце сентября. В этом году осенние похолодания наступили рано. С 24 сентября начались отрицательные температуры в воздухе и продолжались круглые сутки. Снег начал выпадать с 27 сентября и шел девять дней подряд. Первого октября тайга коренного берега была покрыта сплошным ковром снега, толщиною в 3—4 см. В долине Лены снега было меньше и местами он таял. Со времени начала снегопада активность суслиной популяции резко снижается. Следы питания в снегу очень редки. Только на пашнях, где мало снега и много пищи в виде стеблей с семенами, суслики кормились до поздней осени. Питающихся здесь сусликов можно было наблюдать до 15 октября при температуре в 1 час дня —4°. К 12 октября, примерно, около половины суслиного населения перестало выходить на поверхность земли и залегло в спячку. К 20 октября на опытном участке выходила на поверхность земли одна треть суслиного

населения. Массовое залегание в спячку произошло во второй декаде октября. 27 октября выпал глубокий снег, и начались морозы. 29 октября по дороге из города в Хатасцы я видел следы пяти сусликов, пересекавших Покровское шоссе. Температура утром была — 30,3°, днем — 21,7°. По мнению местных охотников, этот год был особым в смысле долгого незалегания в спячку отдельных сусликов. Суслиные следы между норами наблюдались до середины ноября. Подопытный суслик, содержавшийся в ящике, впал в спячку 7 декабря при температуре внутри ящика — 30°.

Для выяснения микроклимата нор в период зелегания в спячку были спущены к трем суслиным гнездам стеклянные трубки, по которым спускались термометры. Только в одной из этих нор жил зимующий суслик. Гнездо было на глубине 153 см. 14 и 15 октября контрольная на глубине 130 см показывала температуру почвы — 0,5°. Гнездо с сусликом имело температуру + 7,5°. 20 октября контрольная показывала — 0,7°, гнездо с сусликом имело температуру + 1,5°. Суслик выходил из норы и выбросил кучу земли высотою 15 см. Повидимому, он передвинул гнездо, и поэтому температура последнего оказалась выше температуры почвы только на 2,2°. 29 октября контрольная и гнездо имели по — 1°. После 20 октября суслик не выходил и, повидимому, уснул.

Таблица 5

Температура почвы и воздуха в месяцы пробуждения и залегания сусликов в спячку

Месяцы пробуждения и залегания	Среднедекадная температура почвы на глубине 120 см около Якутска	Средняя месячная температура воздуха у Якутска	Среднедекадная температура воздуха за 1940 г.		
			7 час.	13 час.	19 час.
Апрель	—10,6	—	—12,1	— 4,1	— 5,6
	— 9,3	—8,6	—12,0	— 5,1	— 6,7
	— 7,4	—	— 8,1	+ 2,1	+ 1,3
Октябрь . . .	+ 1,2	—	— 9,9	— 3,2	— 7,7
	+ 0,2	—8,5	—11,3	— 6,7	— 8,9
	+ 0,2	—	—20,3	—14,9	—18,9

Из табл. 5 видно, что температурные условия пробуждения (апрель) и залегания в спячку (октябрь) одинаковы, если взять среднемесячную, тогда как температуры почвы при пробуждении и при залегании в спячку резко отличаются. Повидимому, причинами залегания в спячку являются отсутствие пищи и низкая температура воздуха снаружи, тогда как температура почвы решающего значения не имеет. Наибольшая минимальная температура в феврале достигает на глубине 80 см около — 18° (среднемесячная), а на глубине 120 см — около — 12,5°.

В феврале 1941 г. температура тела подопытного спящего суслика колебалась в пределах от 0,1 до 5,9° при колебаниях температуры внутри ящика, где он спал, от — 36 до — 44°. Отметим при этом, что суслик через каждые несколько дней пробуждался. Очевидно, и в природе имеет место зимнее пробуждение зверьков. Так, был случай, когда охотник Михайлов в середине февраля, проследив след колонка, зашедшего в суслиную нору, насторожил капкан и через сутки вместо колонка поймал суслика. Повидимому, суслик проснулся от согревания гнезда колонком или же от резкого похолодания гнезда в связи с открытием земляной пробки хода к гнезду. Земляная пробка, состоящая из сухих и разрыхленных частиц, повидимому не смерзается и поэтому преодолевается колонком.

Враги и паразиты якутского суслика

Обычными врагами якутских сусликов являются колонки (Kolonocus sibiricus Pall), горностаи (Arctogale erminea subsp.), лисицы (Vulpes vulpes jacutensis Agn.), ласки (Arctogale nivalis pygmaea Allen), бурые медведи (Ursus arctos), собаки, а из птиц — коршун черноухий (Milvus migrans lineatus Grau), беркут восточносибирский (Aquila chrysaëtos obscurior), орлан-белохвост (Haliaëtus albicilla), лунь полевой (Circus cyanens) и сокол-сапсан (Falco peregrinus). Ласки и коршуны нападают преимущественно на суслят. Охотники указывают, что колонки всю зиму питаются сусликами, добывая их из норы и устраивая из их мяса запасы.

Обследование двух гнезд сокола-сапсана и вскрытие желудков четырех птенцов из этих гнезд показывают, что якутские сапсаны кормят своих птенцов сусликами. Многие охотники и студенты Института указывают, что медведь раскапывает сусликов из неглубоких нор. Известно (Огнев, 1926), что медведь охотится и за колымским сусликом (Colobotis buxtoni All).

У якутских сусликов много вшей и блох. Некоторые блохи оживали после 2-часового охлаждения в пробирке до —14°. В суслиных гнездах они, вероятно, легко переносят суровую зиму. Поедание якутскими сусликами трупов различных животных и наличие на них вшей и блох, как возможных хранителей и распространителей инфекционных заболеваний животных и человека, таит в себе большую потенциальную опасность. Трупы животных и человека, подозрительные в отношении чумы, не должны быть похоронены в местах обитания суслика.

Выводы

1. На левобережье Лены суслик находится в оптимальных условиях жизни и всегда представлен большим количеством особей, приносящих значительный вред полеводству. В районе Хатасского сельсовета в 1940 г. суслики уничтожили не менее десятой части урожая зерновых.

2. Якутский суслик постепенно расширяет северо-западную часть своего ареала.

3. Якутский суслик чрезвычайно неприхотлив к выбору мест обитания и заселяет как открытые луга и поля, так и разреженные леса и лесные поляны тайги коренного берега Лены, что усложняет борьбу с ним и затрудняет задачу полного его уничтожения в ближайшее время.

4. Одним из главных факторов, отрицательно сказывающихся на численности суслиного населения, а может быть и на границах ареала, является низкая температура почвы, доходящая зимою на глубине 80—120 см до —18—20°. В сырых и влажных почвах, где гнездовая выстилка отсыревает, суслик во время спячки не может выдержать зиму в силу усиленной теплоотдачи и нарушения теплообмена. Малоупитанные суслики погибают во время зимней спячки (1941 г.), и поэтому суслики живут преимущественно там, где имеются сухие солончаковые почвы.

5. Сложность нор якутского суслика и низкая температура почвы, поддерживаемая вечной мерзлотой, исключает эффективное применение наиболее широко распространеного химического средства — хлорпикрина, который лучше всего действует при температуре почвы около +12°. По данным десятилетнего наблюдения (1930—1939) Якутской геофизической обсерватории, наибольшая положительная температура почвы здесь достигается в августе, повышаясь на глубине 120 см в среднем только до 4,9°.

6. Несмотря на короткое лето, активность якутского суслика длится почти 6—6,5 месяца — от ранней весны до поздней осени. Это показывает его большую приспособленность к суровым климатическим и почвенным условиям нашей республики. Однако за исключением размножения, которое происходит в мае, основные периодические явления его жизни происходят в летние жаркие и сухие месяцы — в июне, июле и августе.

7. Как и надо было ожидать, многие моменты биологии якутского длиннохвостого суслика (сроки пробуждения, начало беременности, количество эмбрионов, первый выход суслят, средняя глубина гнезда) в основном совпадают с биологией амурской и западносибирской форм этого вида.

Литература

1. Бианки Л. В., Предварительный отчет о работах биологического отряда в 1926 г., изд. АН, 1929.—2. Буякович, Скалон, Стручков., Ход весны Якутск. 1938.—3. Барановская Т. Н. и Колосов А. М., Питание лисицы. Зоол. журн., т. XIV, в. 3, 1935.—4. Большаков М. В., Вредители и болезни с.-х. культур в ЯАССР и меры борьбы с ними. Журн. Соц. строительство, 5, 1941, Якутск.—5. Варшавский С. Н. и Крылова К. Т., Экологические особенности популяции малого суслика (Cittellus pygmaeus Pall.) в разные периоды жизни. Зоол. журн., XVIII, вып. 6, 1939.—6. Варшавский С. Н., Колебания плодовитости малого суслика. Защита растений, № 17, 1938.—7. Он же, Географические особенности дневной активности малого суслика. Зоол. журн., т. XX, в. 2, 1941.—8. Верещагин П. К. и Плятер-Плохоцкий., Якутский суслик и опыты борьбы с ним в Амурском округе Д.-В. Края, 1930.—9. Зверев М. Д., Биология сусликов Эверсманна и опыты по борьбе с ними отравленными приманками. Изв. Сиб. ст. защиты раст. от вредителей 3(6) 1929.—10. Иванов А. И., Птицы Якутского округа. Тр. Ком. по изуч. Якутской АССР, 1929.—11. Калабухов Н. И., Итоги исследований по экологии вредных грызунов в СССР за 20 лет.—12. Он же, Суточный цикл активности животных. Усп. совр. биол., т. XII, в. 1, 1940.—13. Он же, Некоторые экологические особенности близких видов грызунов. Вопр. экол. и биоценол., вып. 7, 1939.—14. Он же, Спячка животных 1926.—15. Ларионов П. Д., Выработать эффективные меры борьбы с якутским сусликом. Соц. строительство, 9, 1940. Якутск.—16. Огнев С. И., Мат. по систем. палеаркт. сусликов. Памяти акад. Мензбира, изд. АН, 1937.—17. Он же, Млекопитающие Северо-Восточной Сибири, 1926.—18. Стрельников И. Д., Значение теплового обмена в экологии роющих грызунов. Изв. АН СССР., сер. биол., №.2, 1940—19. Тугаринов, Смирнов Н. А. и Иванов А. И., Птицы и млекопитающие Якутии. Изд. АН, 1934.—20. Фалькенштейн Б. Ю., Распространение сусликов в СССР и их значение в полеводстве. Итоги научно-исследовательских работ Всесоюзного института защиты растений за 1935 г., изд. 1936.—21. Шестакович Б. В. Материалы по климату Якутской республики и сопредельных с ней частей Северной Азии. Изд. АН. Тр. Ком. по изуч. Якутской АССР, 1927.

CONTRIBUTION TO THE ECOLOGY OF LONG-TAILED JACUT GROUND-SQUIREL (CITELLUS EVERSMANNI JACUTENSIS BRANDT)

By P. D. LARIONOV

SUMMARY

The author gives a detailed description of habitats, population density, burrow structure, seasonal variation in behaviour and body weight, reproduction, diurnal activity, change wintering, ennemies and parasites of the jacut long-tailed ground-squirel which is found in large quantities west from the river Lena and seriously damages the grain crop in this region.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXII 1943 ВЫП. 4

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

С. С. ЛИБЕРМАН и Н. В. ПОКРОВСКАЯ

Из лаборатории сравнительной анатомии Московского университета
(зав.— проф. Б. С. Матвеев)

Введение

В настоящей работе сделана попытка на основании наблюдений в природе и серии лабораторных экспериментов выяснить некоторые из наименее изученных сторон экологии прыткой ящерицы (Lacerta agilis), именно — температурные условия существования взрослых особей, факторы, стимулирующие откладку яиц, и оптимальные условия развития последних. Исследования проводились в первой половине июня 1939 г. в деревне Лужки, Серпуховского района, Московской области; экспериментальная часть — в лаборатории сравнительной анатомии Института зоологии МГУ. В полевых условиях регистрировалась активность жизнедеятельности ящериц, проводились измерения температуры тела и параллельно велись наблюдения за их поведением в различные часы суток. В лаборатории были поставлены опыты по определению температурных пределов жизни и активности взрослых Lacerta agilis, их теплового оптимума, особенностей размножения, а также опыты, выясняющие условия развития яиц прыткой ящерицы. Для сравнения проводилось небольшое число наблюдений над яйцами других видов (Agama sanguinolenta, Eremias velox, Gymnodactilus caspius caspius)[1].

Наша работа распадается на две части: первая посвящена температурным условиям существования взрослых ящериц, вторая — особенностям размножения и развития яиц L. agilis.

Авторы приносят глубокую благодарность А. М. Сергееву, руководившему работой и принимавшему в ней непосредственное участие.

1. Температурные условия существования прыткой ящерицы

1. Особенности микроклимата местообитаний и суточный цикл Lacerta agilis. В районе наших работ биотопы Lacerta agilis довольно однообразны. Это или вырубки с небольшим количеством пней, поросшие редкими молодыми соснами и низкой травой, или южные склоны холмов, покрытые молодым сосняком.

Нами был выбран участок длиною в 190 м и шириной 28 м, расположенный на южном склоне холмов. На участке находилось всего шесть ящериц, за которыми были установлены круглосуточные наблюдения, проводившиеся непрерывно с 16 ч. 7/VI до 14 ч. 8/VI 1939 г. Параллельно измерялась температура почвы на глубине от 6 до 30 см, воздуха, открытого песка и т. д.[2] Результаты суточных измерений температуры сведены в табл. 1.

---

[1] Температура тела ящериц измерялась термометром Ассмана per os.
[2] Все измерения проводились в том же биотопе, что и наблюдения за ящерицами.

Таблица 1

Суточные измерения температуры от 14 час. дня 7/VI до 12 час. дня 8/VI 1939 г. (в ° C)

Место измерения температуры	14	16	18	20	22	24	4	6	8	10	12	Пределы колебаний
Воздух	23,5	25,8	25,6	18,4	11,9	14,0	15,0	17,4	21,4	24,2	27,3	11,9—27,3
Открытый песок	42,5	35,0	30,4	18,8	13,2	13,9	13,8	15,5	22,1	36,4	40,7	13,2—42,5
Черная земля	42,0	31,4	30,1	19,0	13,0	14,2	14,8	16,1	21,8	28,1	41,5	13—42
В траве	32,5	25,2	25,0	18,5	12,0	14,3	15,0	15,3	21,9	26,6	37,0	12—37
Под малой сосной	25,5	24,9	21,2	18,4	10,8	14,2	14,4	16,8	21,8	24,2	33,2	10,8—33,2
У входа в норку	30,5	21,8	22,4	18,0	12,4	12,8	14,4	17,1	19,8	24,4	24,6	12,4—30,5
На глубине 5 см от поверхности	29,7	27,0	25,9	22,3	15,4	16,0	15,2	16,0	16,4	19,0	23,8	15,2—29,7
То же 10 см	24,1	24,3	23,2	22,0	17,6	16,2	15,4	15,6	15,8	17,4	21,4	15,4—24,3
» » 20 »	19,0	19,8	19,1	21,0	17,2	17,0	16,2	16,2	15,6	16,0	17,2	15,6—20,1
» » 30 »	15,5	16,0	16,4	17,8	16,7	16,9	16,0	16,0	15,4	15,6	15,7	15,5—17,8

Число ящериц, находящихся на поверхности избранного участка, различно[1] в различное время дня, о чем дает представление табл. 2.

Таблица 2

Количество ящериц на данном участке в различное время дня

Часы	Количество ящериц
8—11	6
11—12	1
12—16	0
16—19	6

Выход ящериц из нор был отмечен в 8 ч. утра (t° воздуха 21,4° C, t° открытой поверхности 22,1°, t° на глубине 5—10 см 16,4—15,8°). До 11 ч. ящерицы вполне активны, охотятся (t° почвы не подымается выше 35—38°); с 11 до 12 ч. температура поверхности сильно повышается (до 40° и более), активность ящериц падает, они прячутся в норки (t° 21—23°) или сидят в тени под деревцами (t° 33°). В 16 ч. (t° песка 35°, t° черной земли 31,4°) ящерицы выходят из нор и довольно активны, около 19 ч. они скрываются в норках — уходят на ночной сон (t° воздуха падает до 18°, почвы — 19°, t° в норках около 22° и в течение ночи не падает ниже 15°, тогда как t° воздуха снижается в течение ночи до 11°).

Таким образом, при сопоставлении данных наблюдений над ящерицами с ходом температур, представленных в табл. 1, можно видеть, что ящерица, используя особенности микроклимата своего местообитания, держится в определенных температурных пределах от 15 до 35—38°, т. е. активно избегает редких колебаний температуры среды. Благодаря этому и температура ящерицы, несмотря на теснейшую зависимость от температуры среды, остается относительно постоянной, составляя в период активности 30—33°. Это иллюстрирует кривая на рис. 1, на котором для сравнения приведены неопубли-

[1] Это надо иметь в виду при количественном учете Lacerta agilis.

кованные данные А. М. Сергеева по Lacerta saxicola, полученные в Крымском заповеднике. Как видно из приведенной кривой (мода 34°), средняя температура активных Lacerta saxicola равна 32,9°, т. е. близка к температуре тела активных Lacerta agilis.

Температура тела активной ящерицы обыкновенно довольно сильно (на 6—8°) превышает температуру воздуха и на 3—5° температуру почвы (Krüger, 1929, и Franz, 1930).

В начале нашей работы, когда температура воздуха не превышала 22°, температура ящериц не подымалась выше 26°,— они были гораздо менее подвижны и легко ловились.

Для выяснения температуры неактивных Lacerta agilis мы произвели раскопку заранее намеченных нор в 4 ч. утра (t° воздуха 12,5°). Из одной норки (t° — 14,8°) были выкопаны два самца[1], температура их тела 15 и 14°. Из другой норки (на глубине 29 см, t° 15,4°) был выкопан один самец, температура тела его 15°. Ящерицы не могли передвигаться, лишь слабо шевелили конечностями и медленно сгибали тело. Тонус мускулатуры очень понижен, дыхание редкое. На солнце температура тела постепенно повышалась, следуя за повышением температуры воздуха и все время несколько ее обгоняя. При температуре тела 25,5 и 27,5° (t° воздуха 20°) ящерицы активны, но кожа еще в складках, конечности дряблые. Полная подвижность приобреталась при температуре тела 30,5°.

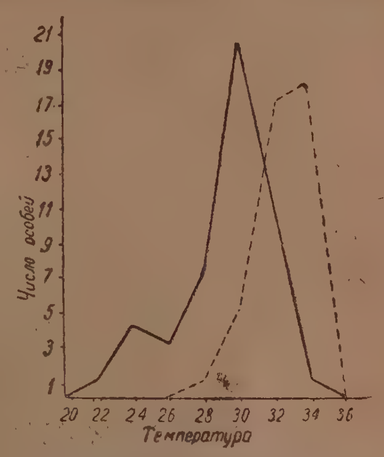


Рис. 1. Кривые температуры тела активных ящериц в природе.
——— L. agilis
— — — L. saxicola

2. Оптимумы и температурные границы активности и жизни прыткой ящерицы (Lacerta agilis). Из наблюдений в природе видно, что оптимальная температура для Lacerta agilis равна 28—35° С. Проверка этого была проведена в лаборатории с помощью аппарата Гертера. В области аппарата, имеющей температуру выше 35°, ящерица поднимает лапки; случайно же забежав в участок, имеющий температуру 40°, сразу убегает оттуда. На рис. 2 показана кривая температур, избираемых ящерицами в аппарате. Двувершинность кривой объясняется тем, что молодые избирают более высокую температуру (около 35°). Как видно из графика, средняя температура равна 32,8°. Этот результат не подтверждает выводов, сделанных Melahat Lutfi с применением той же методики. Температурный оптимум, полученный ею для Lacerta agilis, лежал около 38°.

Через некоторое время после того как ящерица останавливалась, ее вынимали из аппарата и измеряли температуру тела. Последняя в большинстве случаев была очень близка к температуре той области аппарата, где сидела ящерица. Колебания в ту или другую сторону составляли обычно лишь 1—2°.

Кривая, приводимая ниже (рис. 3), показывает, что средняя температура тела Lacerta agilis в оптимальных условиях равна 33,4°, т. е. несколько выше той, что была отмечена в природе.

Как известно (Weigmann, 1929), смерть у Lacerta agilis наступает при охлаждении до —4,9°. Чтобы определить температуру нижней границы активности, мы охлаждали ящерицу до тех пор, пока она не впадала в оцепенение. Для большинства ящериц (см. рис. 4) это температура около +7—8° (средняя +7,5°).

---

[1] Второй самец был пущен нами в норку накануне.

Если впавшую в оцепенение ящерицу положить в обычные условия, то температура ее тела быстро повышается и через некото-

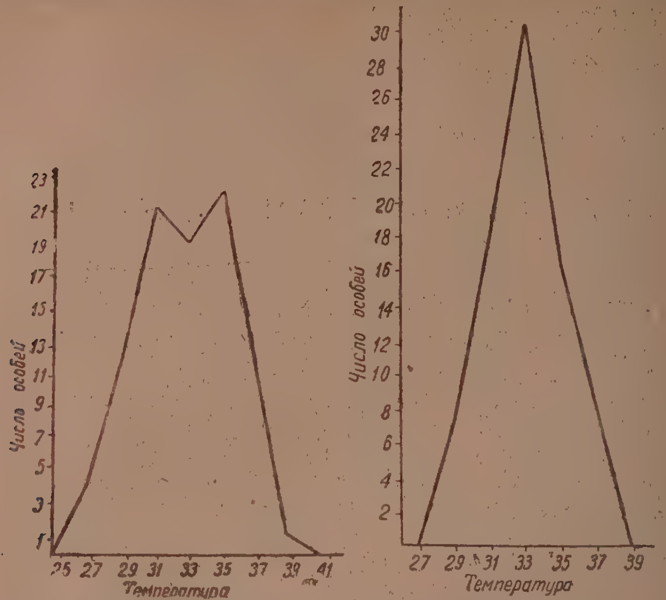


Рис. 2. Кривая температур, избираемых ящерицей в аппарате Гертера.
M = 32,8; колич. особей — 65

Рис. 3. Кривая температуры тела L. agilis в оптимальных условиях
M = 33,4; колич. особей — 79

рое время ящерица становится попрежнему активной. При температуре тела 16° она начинает двигать конечностями, при 24,4° уже довольно быстро передвигается.

Для выяснения верхней температурной границы активности и жизни ящерицы некоторое количество ящериц было нагрето до наступления так называемого окоченения. Ящерица не двигалась, не дышала и казалась мертвой. Однако это состояние обратимо: при понижении температуры до нормальной ящерица возвращалась к жизни. Средняя температура теплового окоченения 41,6° (рис. 5).

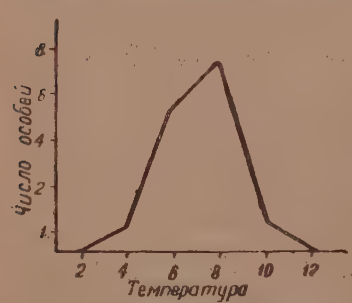


Рис. 4. Кривая температуры оцепенения
M = 7,5; Колич. особей — 17

Дальнейшее перегревание вело к смерти. В среднем температура, смертельная для Lacerta agilis, равняется 44,7° (рис. 6). Интересно отметить, что температура смерти от перегревания у южных форм (Uma notata, Diplosaur dorsalis) очень близка к таковой Lacerta agilis и, по данным Mosauer (1936), равна 44,2—47,5°. Итог сказанного о температурных условиях существования Lacerta agilis можно подвести схемой, приведенной на рис. 7.

Таким образом, активность прыткой ящерицы (Lacerta agilis) лежит в определенных температурных границах (от 8 до 41°). Полная активность имеет еще более узкие температурные пределы (25—41°). Становится понятным, почему в природных условиях в дневные часы наблюдается падение активности: температура по-

верхности в 40—42° соответствует температуре теплового окоченения. С другой стороны, температура ночью близка к температуре нижней границы активности.

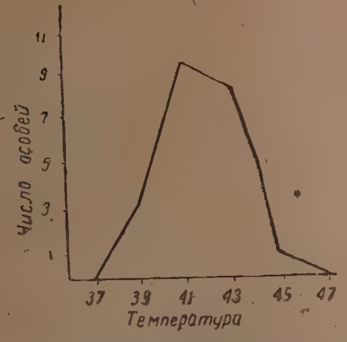


Рис. 5. Кривая температуры теплового окоченения М = 41,6; колич. особей — 21

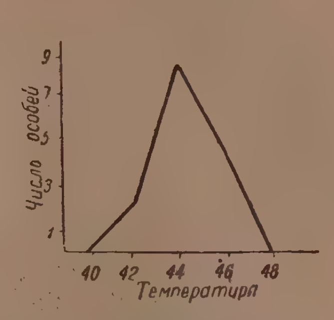


Рис. 6. Кривая летальных температур М = 44,7; колич. особей — 14

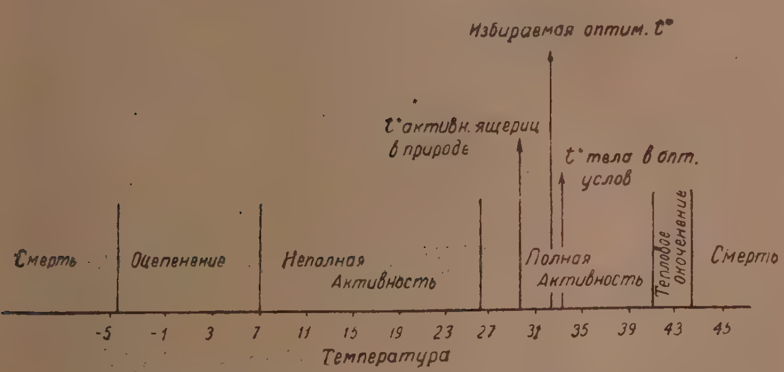


Рис. 7. Температурные условия существования L. agilis

2. Особенности размножения и развития яиц Lacerta agilis

1. Условия откладки яйца. Условия откладки и развития яиц L. agilis являются одним из важнейших моментов ее биологии. Однако соответствующих данных в литературе почти не имеется. В частности, интересны следующие вопросы: 1) выбирает ли самка для откладки яиц определенные места и 2) насколько условия мест, избранных для откладки яиц, соответствуют оптимальным условиям развития последних.

Для изучения влажности песка, выбираемого самкой при откладке яиц, мы использовали принцип, предложенный Nordberg (1936). В ряде банок с песком одинакового механического состава ящерице предоставлялась гамма влажности — от воздушно-сухого песка до песка, настолько увлажненного, что на поверхности проступала вода.

Влажность песка в аппарате по отдельным секциям распределена следующим образом:

Секции: 1-я — 0%; 2-я — 1,8%; 3-я — 2,9%; 4-я — 8,74%; 5-я — 11,12%; 6-я — 28,05%.

Яйца были отложены в песок следующей влажности[1]: 25,14%; 24,3%; 21,4%; 20,0%; 18,4%; 17,2%; 16,6%; 15,8%; 11,7%; 9,9%; 5,0%.

Из приводимых выше цифр видно, что большинство кладок (70%) приходится на банку с наиболее влажным песком. В среднем избираемая влажность равна 16,21%.

Беременная самка, которой предоставлен лишь воздушно-сухой песок, не откладывает яиц. При содержании в аквариуме с сухим песком в течение месяца ни одна самка не дала кладки. При наличии же песка соответствующей влажности самки через день откладывали яйца. Точно так же достаточно было лишь слегка увлажнить песок в аквариуме (содержание воды 3%), как три самки тотчас же отложили яйца. Очевидно, что влажность песка является одним из условий, стимулирующих кладку (по П. А. Мантейфелю является одним из внешних раздражающих факторов).

Перед началом откладывания яиц самка выкапывает ямку, залезает в нее и по окончании кладки зарывает яйца. Кладка длится примерно 1—2 часа, иногда растягиваясь до 4—7 часов.

2. Замечания о числе и строении яиц. По нашим данным количество яиц, откладываемых Lacerta agilis, колеблется от 4 до 9. Из 11 имевшихся у нас самок одна отложила 9 яиц, одна — 8, пять — 7, три — 5, одна — 4. Интересно, что в большинстве кладок (т. е. в 9 кладках — 81,8%) число яиц нечетное. Последняя кладка в 4 яйца, очевидно, неполная.

Это объясняется особенностями анатомического строения полового аппарата самок ящерицы[2], благодаря которым в правом яйцеводе обычно развивается на одно яйцо больше, чем в левом.

Яйца эллипсоидальной формы, при откладке имеют желтоватый или розоватый цвет, но скоро белеют вследствие некоторого обызвествления оболочки.

Средние размеры свежеотложенного яйца сведены в табл. 3.

Таблица 3

Размеры свежеотложенных яиц Lacerta agilis

	Длина	Ширина	Вес
Пределы колебаний	12,1—13,3 мм	7,2—8,3 мм	0,62—0,55 г
Среднее	12,7 мм	7,75 мм	0,58 г

Оболочка весит около 0,033 г, что составляет чрезвычайно незначительный процент (5,55%) от общего веса яйца.

У варана (Varanus griseus), яйцо которого построено по тому же типу, что и яйцо Lacerta, т. е. состоит из огромного желтка и кожистой оболочки, последняя составляет 10% к весу яйца (по неопубликованным данным А. М. Сергеева). У рептилий, имеющих яйца с известковой скорлупой, относительный, к общему весу яйца, вес оболочки еще больше. Так, вес известковой оболочки яйца степной черепахи (Testudo horsfieldti) составляет 14,4% от общего веса яйца (Сергеев, 1941). Вода в свежеотложенных яйцах Lacerta agilis, по нашим данным, составляет 40,3%, по Jacobi (1936)—несколько больше.

---

[1] Для определения процентного содержания воды в песке проводилось взвешивание сырого песка, который затем высушиванием доводился до воздушно-сухого состояния (т. е. не менял своего веса при дальнейшей сушке) и снова взвешивался. Пробы песка брались вначале и в конце опыта, так как песок за время опыта несколько высыхал, да и сама ящерица, накапывая песок из одной банки в другую, нарушала первоначальную картину, чем объясняется несовпадение влажности песка в аппарате до опыта с влажностью того песка, в который были отложены яйца. Таким образом, песок с влажностью от 25,14 до 15.8% соответствует песку с влажностью 28,05% в начале опыта и т. д.

[2] В частности, положением желудка, лежащего слева.

3. Условия развития яиц. Свежеотложенные яйца имеют мягкую кожистую оболочку и именно в этот период до некоторого ее обизвествления, наступающего через 1—$1^1/_2$ часа, особенно чутки к колебаниям влажности и подвержены высыханию.

Для изучения нижних и верхних пределов влажности, необходимых для нормального развития яиц, мы поставили несколько серий опытов, пользуясь следующей методикой.

В бюксы с равным количеством (40 г) воздушно-сухого песка стандартного механического состава прибавляли различное количество воды. Таким образом, свежеотложенные яйца помещали в песок различной влажности. Опыты велись при температуре 25,5° С. Все серии опытов дали единообразный результат, приведенный в табл. 4.

Таблица 4

Развитие яиц в песке разной влажности

№№ опытов	Влажность, %	Колич. воды на 40 г песка, г	Развитие
1	0	0	Ссохлись через день
	0,12	0,05	
2	0,25	0,1	» » 4 дня
	0,375	0,15	» » 4 »
	0,5	0,2	» » 4 »
	0,62	0,25	» » 4 »
3	1,25	0,5	» » 8 дней
	1,925	0,77	» » 8 »
4	2,5	1,0	Развитие нормальное
	5,0	2,0	» »
	10,0	4,0	» »
	12,5	5,0	» »
5	17,5	7,0	Часть яиц развивалась нормально, часть погибла
6	22,5	9,0	Яйца погибли
	30,0	12,0	» »

Очевидно, что влажность, при которой развитие яиц Lacerta agilis идет нормально, лежит между 2,5—17,5%, т. е. яйцо при своем развитии может использовать лишь капиллярную воду, ибо для непросеянного речного песка максимальная гигроскопическая влажность 1%, максимальная молекулярная влажность 2—3%, капиллярная влажность 12—15%, капельножидкая вода 15%.

Гигроскопическая и молекулярная вода для яйца, очевидно, недоступна или почти недоступна; избыток капельножидкой воды также вреден, так как затрудняет газообмен и ведет к гибели яйца.

По имеющимся у нас данным, яйца пустынных форм, защищенные только кожистой оболочкой, также требуют известной влажности песка. Незначительный материал по развитию яиц Agama sanguinolenta и Eremias velox все же позволяет утверждать, что в воздушно-сухом песке их яйца ссыхаются и гибнут. Минимальное количество влажности, необходимое для развития яиц Agama sanguinolenta, примерно 2,5%.

Предельная влажность для яиц Agama sanguinolenta и Eremias velox совпадает с таковой для Lacerta agilis (немного меньше 17,5%).

Интересно, что яйца геккона (Gymnodactylus caspius), имеющие известковую скорлупу (содержание извести свыше 90%), развиваются в совершенно сухом песке, ссыхаясь лишь в первое время после откладки, пока в оболочке не выкристаллизовалась известь.

На поздних стадиях (19 дней развития) яйца Lacerta agilis способны переносить более сильное высыхание; так, яйцо не погибало при влажности 0,12%, несмотря на то, что теряло в весе 27,1%.

Очевидно, в процессе развития яйцо настолько обогащается водой, что даже значительные потери не нарушают его жизнеспособности.

Для определения максимального количества потери воды, при которой развитие яйца не прекращается, мы подвергали свежеотложенные яйца различной усушке, после чего они были положены в условия достаточной влажности (17,5%). Результаты приводятся в табл. 5.

Таблица 5

Предельное усыхание яиц L. agilis

Вес яйца, г	% потери веса	Развитие	Примечание
0,56	10	Развивалось	Наблюдения над развитием велись в течение трех дней после опыта
0,57	14	»	
0,55	18,2	»	
0,55	30	Не развивалось	

Другие опыты также показали, что яйца, высушенные менее чем на 30% и помещенные во влажный песок, набирают воду и развиваются нормально.

4. Роль оболочки. Для выявления роли оболочки в защите яйца от высыхания мы осторожно снимали с яйца, примерно, 5 верхних слоев оболочки. Параллельно вели наблюдение за контрольным, неповрежденным яйцом.

Защитную роль оболочки при высыхании показывает кривая на рис. 8, из которой видно, что яйца с частично содранной оболочкой начинают сразу же высыхать. Контрольные яйца теряют в весе лишь через определенный промежуток времени, зависящий от влажности воздуха. В дальнейшем кривая высыхания контрольных яиц идет параллельно кривой яиц подопытных. Как видно, волокнистая оболочка не защищает яйцо от потери воды, а лишь замедляет испарение, так что в условиях недостаточной влажности яйцо рано или поздно погибает (Сергеев, 1941).

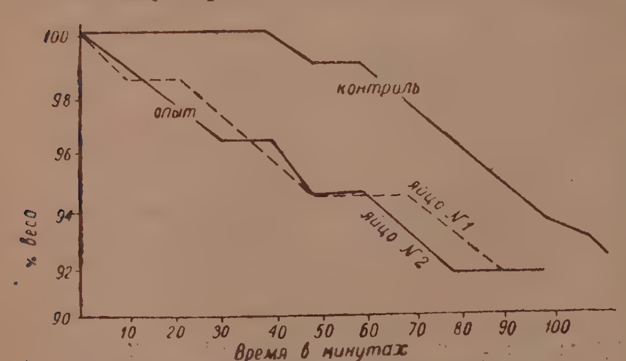


Рис. 8. Кривая, показывающая защитную роль оболочки при высыхании яиц: яйцо 1 — — —, яйцо 2 ———

5. Температурные пределы развития яиц. Ряд опытов был поставлен для установления температурных пределов развития яиц. Для этого яйца, положенные в песок достаточной влажности, подвергались воздействию различных температур. Верхний температурный предел развития яиц лежит около 42°; яйца, нагревавшиеся выше, до температуры 45°, погибали, и по вскрытии их желток оказывался свернутым. Нижние температурные пределы нами не были установлены, так как яйца, подвергавшиеся в течение 20 минут замораживанию до 0° (песок промерзал), в дальнейшем не теряли способности к развитию.

Специальный опыт был поставлен с охлаждением до 0° беременной самки. Отложенные ею после опыта яйца также развивались нормально.

Скорость развития зародыша, естественно, зависит от температуры и с повышением последней увеличивается. Представление об этом дает табл. 6, показывающая результаты одной из серии опытов.

Наибольшая скорость развития наблюдается при температуре 32° или несколько выше, что в общем соответствует средней температуре тела ящерицы в период активности.

Таблица 6

Скорость развития зародыша L. agilis при разных температурах

Температура, °C	Число дней развития	№ стадии по нормальн. табл Петера (1901)
8,5	13	94
8,5	13	94
8,5	13	89
26	13	124
26	13	123
26	13	124
32	13	125—126
32	13	125—126

Заключение

Приведенные факты дают возможность сделать следующие выводы:

1. Суточный цикл прыткой ящерицы Lacerta agilis слагается из ночного сна (с 19 часов до 8 часов) и периода активности, падающего в наиболее жаркие часы дня (от 12 до 16 часов).

2. Температура активных ящериц относительно постоянна (29,3°C) и регулируется поведением животного.

3. Температурный оптимум активных ящериц, полученный экспериментально (32°C), близок к температуре тела ящериц в природе в период полной активности.

4. Температуры, характеризующие границы активности и жизни Lacerta agilis, таковы:

Смерть при температуре — 4,9° C
Оцепенение при температуре + 7,5° »
Активность при температуре от + 7,5 до + 41° »
Полная активность от + 25 до + 40° »

Оптимальная температура + 29—33°
Тепловое окочение при температуре . . . . . . + 41° C
Смерть от перегревания . + 44° »

5. Для откладки яиц Lacerta agilis необходима хотя бы минимальная влажность.

6. Развитие яиц возможно лишь в почве определенной влажности (для речного непросеянного песка 20,5—17,5%), причем яйцам доступна только капиллярная вода.

7. Волокнистая оболочка, задерживая испарение воды, не предохраняет полностью яйцо от высыхания.

8. Яйцо способно терять некоторое количество воды, различное в разных стадиях развития зародыша. Развитие при этом, очевидно, прекращается, но жизнеспособность сохраняется, и при помещении в достаточно влажный песок яйцо вследствие гигроскопичности набирает воду до нормы, становясь способным к дальнейшему развитию.

9. Температурный предел развития яйца, повидимому, совпадает с температурными пределами жизни взрослой ящерицы, причем наиболее скоро развитие идет при температуре 32°, что совпадает со средней температурой тела активной ящерицы.

Литература

1. Franz H., Untersuchungen über den Wärmehaushalt der Poikilothermen. Biolog. Zentralblatt, Bd. 50, S. 158, 1930.— 2. Jacobi L., Ovoviviparie bei einheimischen Eidechsen. Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 148, S. 565, Leipzig, 1936.— 3. Кашкаров Д. Н., Экологический очерк восточной части пустыни Бетпак-Дала, Ташкент, 1935.— 4. Krüger, Ueber die Bedeutung der ultraroten Strahlen für den

Wärmehaushalt der Poikilothermen. Biol. Zentralblatt, Bd. 49, S. 65, 1929.— 5. Melachat Lufti, Das termotaktische Verhalten einiger Reptilien. Inaugural-Diss., München, 1936.— 6. Mosauer W. The toleration of solar heat in desert reptils. Ecology, vol. 14, p. 1, 1936.— 7. Peter K., Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (L. agilis), Jena, 1901.— 8. Сергеев А. М. Температура пресмыкающихся в естественных условиях. ДАН СССР, т. XXII, вып. 1, стр. 49, 1939.—9. Сергеев А. М., О филогении некоторых эмбриональных приспособлений рептилий. Изв. АН СССР, стр. 771, 1937.— 10. Сергеев А. М., Матерпалы по биологии размножения степной черепахи. Зоол. журн., т. 20, вып. 1, стр. 60, Москва. 1941.

ECOLOGY OF LACERTA AGILIS

By S. S. LIBERMANN and N. V. POKROWSKAIA

SUMMARY

1. The diurnal cycle of L. agilis is composed of the night sleep (from 7 p. m. till 8 a. m.) and of the period of activity during the hot hours of the day (from noon till 4 p. m.).

2. The body temperature of lizards during the period of activity is almost constant (29.3°C) and is regulated by the behaviour of the animal.

3. The preferendum temperature (32°C) experimentally obtained is quite close to the temperature of animals during the period of full activity.

4. The temperatures which characterize the activity and life of L. agilis are as follows:

Death —4,9° C
Cold torpidity + 7,5°C
Activity + 7,5— + 41°C
Full activity+25°— +40°C
Optimal temperature + 29 — + 33°C
Heat come + 41°C
Heat death + 44° C

5. L. agilis requires for oviposition even a minimal humidity.

6. The egg development is possible in a soil of a definite humidity (17,5—20,5 per cent for unsifted river sand). The eggs can utilize the capillary water only.

7. The fibrous membrane, inhibiting the evaporation of water, does not give a complete protection of eggs from desiccation.

8. The egg may loss a certain quantity of water which depends upon the stage of embryonic development. In such cases the development stops, but the vitality is preserved. Eggs placed afterwards in a wet sand, absorbe water hygroscopically, and may resume to develop again.

9. The temperature limits of development probably coincides with those of the adult animals. The highest rate of development is at 32°C.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Ответственный редактор акад. *С. А. Зернов*

Подписано к печати 21. VII 1913. Печ. л. 4. Учетно-изд. 6 Л-28455. Тираж 1350. Цена 8 руб. Заказ № 332

18-я типогр. треста «Полиграфкнига», Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 8 руб.